

SUOMALAISEN ELÄIN- JA KASVITIEEELLISEN SEURAN VANAMON  
KASVITIEEELLISIÄ JULKAISUJA

Osa 9. N:o 3.

ANNALES BOTANICI SOCIETATIS ZOOLOGICÆ-BOTANICÆ FENNICÆ VANAMO  
Tom. 9. N:o 3.

---

# ÜBER DEN EINFLUSS DES LICHTES AUF DIE PERMEABILITÄT PFLANZ- LICHER PROTOPLASTEN

Y. T. JÄRVENKYLÄ

13 Abbildungen und 35 Tabellen im Text

Suomenkielinen selostus:

Valon vaikutuksesta kasvisolujen alkuliman läpäiseväisyyteen

HELSINKI 1937

HELSINKI 1937

DRUCKEREI-A.G. DER FINNISCHEN LITERATURGESELLSCHAFT

## INHALTSVERZEICHNIS.

	Seite
I. Geschichtliches .....	1
II. Experimenteller Teil .....	20
1. Versuche mit <i>Rhoeo discolor</i> .....	21
A. Methodik .....	21
a. Allgemeines .....	21
b. Anfertigung und Vorbehandlung der Schnitte .....	21
c. Die Lösungen und Chemikalien .....	22
d. Bestimmung des Plasmolysegrades und der Grenzkonzentration .....	23
e. Die technische Ausführung der Versuche .....	24
f. Die Fehlerquellen .....	29
B. Die Versuchsergebnisse .....	31
a. Einfluss des künstlichen Lichtes. (Grenzplasmolytische Bestimmungen.) .....	31
b. Versuche nach der Methode der isotonischen Koeffizienten. (Einfluss des diffusen Tageslichtes.) .....	35
c. Einfluss des direkten Sonnenlichtes .....	39
2. Versuche mit <i>Elodea densa</i> .....	41
A. Methodik .....	41
a. Das Versuchsobjekt .....	41
b. Die Behandlung der Blätter .....	43
c. Die Lösungen und die Ausführung der Versuche. Die Fehler .....	45
B. Die Versuchsergebnisse .....	49
a. Einfluss des weissen Lichtes .....	49
b. Versuche bei farbigem Licht .....	53
3. Versuche mit <i>Chara ceratophylla</i> .....	58
A. Methodik .....	58
a. Das Versuchsobjekt und dessen Behandlung .....	58
b. Die Lösungen, Analysen und Fehler .....	59
B. Die Versuchsergebnisse .....	60
a. Einfluss des Tageslichtes .....	60
b. Versuche bei farbigem Licht .....	64
4. Der Einfluss vorheriger Dunkelbehandlung des Objektes auf die Permeabilität .....	66
III. Besprechung der Ergebnisse .....	82
IV. Zusammenfassung .....	90
Literaturverzeichnis .....	93
Suomenkielinen selostus .....	98



Digitized by the Internet Archive  
in 2025

## I. GESCHICHTLICHES.

Als LEPESCHKIN (1908 b, c; 1909 a, b) die Physiologie der Blattgelenke bei *Phaseolus*, *Mimosa* und *Desmodium* untersuchte, kam er zu dem Ergebnis, dass in den Gelenkzellen die Permeabilität des Protoplasmas im Lichte grösser als im Dunkeln war und dass diese Erscheinung nicht für die Gelenkzellen allein spezifisch war, sondern dass auch *Spirogyra* und Epidermiszellen von *Rhoeo* (*Tradescantia*) dieselben Eigenschaften zeigten. Unabhängig von LEPESCHKIN war TRÖNDLE (1910) bei Blättern von *Buxus* und *Tilia* zu einem ähnlichen Resultat gelangt.

Wie wir unten sehen werden, haben diese Behauptungen LEPESCHKINS und TRÖNDLES keinen ungeteilten Beifall gefunden, sondern es sind im Lauf von nunmehr schon bald drei Jahrzehnten zahlreiche Untersuchungen veröffentlicht worden, in denen der Einfluss des Lichtes auf die Durchlässigkeit des Protoplasmas besprochen wird, ohne dass bisher in dieser Beziehung Einigkeit erreicht wäre. Im Gegenteil gehen die Meinungen weit auseinander, indem einige Forscher dem Lichte eine permeabilitätserhöhende, andere eine erniedrigende Einwirkung zusprechen, während wieder andere das Licht als einen völlig indifferenten Faktor betrachten. Die Untersuchung, die hiermit vorgelegt wird, stellt einen Versuch dar, zur Lösung dieser Streitfrage beizutragen.

Am lebhaftesten hat sich die Diskussion mit der von LEPESCHKIN und TRÖNDLE bei ihren Untersuchungen angewandten sog. Methode der isotonischen Koeffizienten beschäftigt. Der Grundgedanke, zu welchem LEPESCHKIN (1908 a) und TRÖNDLE (l. c.) auf etwas verschiedenen Wegen gelangt sind, ist in aller Kürze folgender (siehe LEPESCHKIN 1923): Infolge der Permeabilität des Protoplasmas für gelöste Stoffe ist der auf eine Zelle wirkende osmotische Druck einer Lösung eines permeierenden Stoffes immer kleiner als der



Druck einer Lösung eines nichtpermeierenden Stoffes. Diese Abhängigkeit von der Permeabilität kann durch die Gleichung

$$P = P_0 (1 - \mu)$$

ausgedrückt werden, wo  $P$  der osmotische Druck der permeierenden Lösung,  $P_0$  derjenige der nichtpermeierenden Lösung ist und  $\mu$  ein angenähertes Mass der Permeabilität darstellt.  $\mu$  wird von LEFESCHKIN als der Permeabilitätskoeffizient bezeichnet. Verwendet man nun zur Plasmolyse zwei Stoffe, von denen der eine schwer, der andere leicht in die Zelle eindringt, so muss das Verhältnis der Konzentrationen ihrer Lösungen, die ein und dasselbe Stadium der Plasmolyse hervorrufen, d. h. ihrer isotonischen Lösungen, von dem Verhältnis der Konzentrationen ihrer Lösungen, welche ein und denselben osmotischen Druck besitzen, d. h. ihrer isosmotischen Lösungen, verschieden sein. Dieses Verhältnis muss sich ausserdem bei den Permeabilitätsänderungen des Protoplasmas ändern, und umgekehrt muss eine Änderung dieses Verhältnisses eine Permeabilitätsänderung angeben. Da das Verhältnis der molaren Konzentrationen der isotonischen Lösungen dem Verhältnis der isotonischen Koeffizienten und andererseits das Verhältnis der molaren Konzentrationen der isosmotischen Lösungen dem Verhältnis der isosmotischen Koeffizienten gleich ist, muss durch Bestimmung der isotonischen Koeffizienten eine Permeabilitätsänderung festzustellen sein, und zwar nach der Gleichung

$$\mu = 1 - \frac{K'}{K},$$

wo  $\mu$  der Permeabilitätskoeffizient,  $K'$  der isotonische und  $K$  der isosmotische Koeffizient ist.

Will man z. B. die Permeabilität für Kaliumnitrat bestimmen, so findet dies in der Weise statt, dass man Rohrzucker als den nichtpermeierenden Stoff verwendet und zuerst die plasmolisierende  $\text{KNO}_3$ -Konzentration ( $C_{\text{KNO}_3}$ ) und danach die plasmolisierende Rohrzuckerkonzentration bestimmt. Es wird dann aus physikalisch-chemischen Tabellen auf Grund der Gefrierpunktserniedrigung diejenige  $\text{KNO}_3$ -Konzentration ( $C$ ) ermittelt, die denselben osmotischen Wert besitzt wie die plasmolytische Grenzkonzentration des Rohrzuckers, und  $\mu$  aus der Formel

$$u = 1 - \frac{C}{C_{\text{KNO}_3}}$$

berechnet.

Diese Methode der Permeabilitätsbestimmung ist viel kritisiert worden, und zwar zuerst von FITTING (1915; 1917; 1919). Er bemerkt (1917, S. 566), dass wir nicht wissen, ob während der Plasmolyse eine Exosmose aus der Zelle stattfindet (was ja auf die Resultate einwirken würde)<sup>1</sup>, und wie diese Exosmose durch das Salz oder den Zucker der Aussenlösungen beeinflusst wird, ferner auch nicht, ob die permeierten Stoffe in den Zellen eine Bildung osmotisch wirksamer Substanzen hervorrufen. Er bemerkt auch, dass die zur Erreichung maximaler Plasmolyse erforderlichen Zeiten beim Salz und Zucker verschieden sind und dass wir nicht wissen, was sich in der Zelle während dieser Zeit abspielt. Auch gegen die spezielle Weise, in der LEPESCHKIN und TRÖNDLE ihre Versuche ausführen, erhebt er Einwände. Während ersterer (LEPESCHKIN 1909 a, S. 330) den Plasmolysegrad in den  $\text{KNO}_3$ -Lösungen nach 50–60 Minuten und in den Rohrzuckerlösungen nach 30–45 Minuten bestimmt, zeigt FITTING (1917, S. 559), dass die Maximalplasmolyse mit dem zuletztgenannten Stoff erst nach  $1\frac{1}{2}$ –2 Stunden, mit  $\text{KNO}_3$  aber schon in 15–30 Minuten erreicht wird. Bedient man sich also der Zeiten LEPESCHKINS, so hat in der  $\text{KNO}_3$ -Lösung schon die Deplasmolyse angefangen, während in der Rohrzuckerlösung die Plasmolyse noch nicht einmal ihren Höhepunkt erreicht hat. Demselben Fehler begegnen wir auch bei TRÖNDLE (l.c.), der sich sowohl bei  $\text{NaCl}$  als beim Rohrzucker der gleichen Zeit, 25 Minuten, bedient. FITTING bestimmt die isotonischen Koeffizienten mehrerer Salze selbst und sieht es als eine grosse Schwäche der Methode an, dass die Koeffizienten für ein und denselben Stoff nicht immer gleich ausfallen. So erhält er für  $\text{KNO}_3$  als Mittelwert 1.64, die Werte der verschiedenen Bestimmungen schwanken jedoch zwischen 1.56 und 1.78. In einer späteren Arbeit (FITTING 1919) unternimmt er eine gründliche Untersuchung der isotonischen Koeffizienten für Glycerin und Harnstoff sowohl mit *Rhoeo* als mit anderen Versuchsobjekten, erhält aber auch diesmal Werte, die recht stark voneinander abweichen.

<sup>1</sup> Dass eine Exosmose wenigstens bei *Rhoeo* gleich nach dem Einlegen der Schnitte in das Wasser tatsächlich stattfindet, ist von ihm selbst nachgewiesen worden (FITTING 1915, S. 13).

In ihrer Kritik der Methode LEPESCHKINS und TRÖNDLES gelangten auch S. C. BROOKS (1917, S. 238) und STILES (1923, S. 20) zu ähnlichen Resultaten wie FITTING.

Als Verteidigung gegen FITTING betont LEPESCHKIN (1923) vor allem, dass die Methode der isotonischen Koeffizienten, obwohl sie keine genauen absoluten Permeabilitätswerte zu liefern vermag, immerhin brauchbare relative Werte geben kann. Wenn es sich um die Feststellung von Permeabilitätsänderungen handelte, sei diese Methode also trotz der teilweisen Berechtigung der Einwände FITTINGS gut brauchbar.

In seiner nach der Methode der isotonischen Koeffizienten ausgeführten Untersuchung über den Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität berechnet ZYCHA (1928) den bei dieser Methode möglichen maximalen Fehler und gelangt hierbei zu einem recht beträchtlichen Wert:  $\pm 32.5\%$ .

Bei plasmolytischen Versuchen darf man die Beobachtungen ILJINS (1922 a, b) und ARENDS' (1926) über den Einfluss der Ionen auf den Gleichgewichtszustand Stärke-Zucker in der Zelle nicht vergessen. Bei ihren Untersuchungen an den Schliesszellen der Spaltöffnungen sind sie zu dem Ergebnis gekommen, dass besonders ein-, aber auch zweiwertige Ionen als Kofermente auf die Diastase einwirken, wodurch eine Hydrolyse der Stärke und somit eine Steigerung des osmotischen Wertes in den Zellen herbeigeführt wird. Dagegen wird nach ARENDS durch Anelektrolyte wie Zucker, Glyzerin, Äthylenglykol, Alkohol und Harnstoff eine derartige Hydrolyse nicht bewirkt. In Betracht ist jedoch zu ziehen, dass sich derart ausgeprägte Ergebnisse wohl nur eben an Schliesszellen erzielen lassen, die sich ja auf rasche Veränderungen des osmotischen Wertes gewissermassen spezialisiert haben. Ausserdem ist die Erscheinung wohl abhängig von der Menge der Stärke und des Zuckers in den Zellen: je weniger von ihnen vorhanden ist, desto kleiner sind die möglichen Veränderungen des osmotischen Wertes.

Gilt es, sich von der Anwendbarkeit der Methode der isotonischen Koeffizienten einen Begriff zu machen, so müssen wir zugeben, dass die gegen sie vorgebrachten Einwände in vielen Punkten berechtigt sind. Doch betreffen diese Einwände hauptsächlich nur die Anwendbarkeit dieser Methode zur Bestimmung absoluter Permeabilitätswerte, wogegen dieselbe bei richtiger Ausführung der Versuche im-



stande sein dürfte, uns immerhin wahrscheinliche Aufschlüsse über den Einfluss des Lichtes (oder anderer Aussenfaktoren) auf die Permeabilität zu geben.

Über die Stichhaltigkeit der Ergebnisse der vorhin erwähnten Versuche LEPESCHKINS (1909 a, b) mit den Gelenkzellen möchte ich mich nicht äussern, da es wegen der komplizierten Natur der Versuchsobjekte nicht leicht ist, den Einfluss der möglichen Fehlerquellen richtig abzuschätzen. Auch die Versuche LEPESCHKINS, nach welchen im Lichte die  $\text{KNO}_3$ -Permeabilität der *Rhoeo*-Zellen 1.2–1.5mal und die Glyzerinpermeabilität der *Spirogyra*-Zellen 1.8mal grösser ist als im Dunkeln, sind wohl kaum als ganz zuverlässig zu betrachten, da die benutzten Plasmolysezeiten bei der Bestimmung der Grenzwerte, wie im Anschluss an die Kritik FITTINGS bereits erwähnt wurde, unzweckmässig waren.

In seinen Permeabilitätsversuchen mit NaCl belichtet und verdunkelt TRÖNDLE (l. c.) nicht die *Tilia*- und *Buxus*-Blätter während der Permeation des Salzes, sondern während der vorangehenden 24 Stunden und führt die plasmolytischen Bestimmungen stets im diffusen Tageslicht aus. Er kommt so zu dem Ergebnis, dass die Permeabilität grösser ist, wenn sich die Blätter in mässigem Licht befunden haben, nach vorhergehender Aufbewahrung der Objekte im Dunkeln oder in starkem Licht ist die Permeabilität dagegen geringer. In einer späteren Arbeit (1918) unternimmt er eine Neuberechnung seiner Werte nach verbesserten isotonischen Koeffizienten und erhält wieder ähnliche Ergebnisse. Ausserdem führt er an Blättern von *Acer*, *Salix* und *Buxus* Permeabilitätsbestimmungen mit NaCl nach der grenzplasmolytischen Methode von FITTING (1915) aus. Hierbei verfährt er wiederum in der Weise, dass er an der einen Hälfte des Blattes die Bestimmungen sofort, an der anderen nach 6stündiger Belichtung oder Aufbewahrung im Dunkeln, alle aber im gleichen Licht ausführt, und kommt zu ähnlichen Ergebnissen wie früher. Diese werden jedoch durch den Umstand beeinträchtigt, dass die plasmolytischen Versuchszeiten zu kurz, nur 40 Minuten, sind.

Auch die Versuche RUHLANDS (1912) mit Blattzellen von *Beta vulgaris* zur Ermittlung ihrer Durchlässigkeit für Glukose und Fruktose nach der Methode der isotonischen Koeffizienten sind betreffs der Belichtung und der Dunkelbehandlung der Objekte in

derselben Weise wie die Versuche TRÖNDLES ausgeführt. Seine Ergebnisse (l. c., S. 229–230) geben zu erkennen, dass trotz 24stündiger Belichtung der einen Blatthälfte und Dunkelbehandlung der anderen die Permeabilität für Monosaccharide in beiden Blatthälften ungefähr gleich gross gefunden wurde. In einer kurzen Fussnote erwähnt RUHLAND ausserdem, dass er mit *Buxus* die Ergebnisse der NaCl-Permeabilitätsuntersuchungen TRÖNDLES »durchaus bestätigt« hat.

In seiner oben erwähnten Untersuchung stellt ZYCHA (l. c.) mit der grössten Sorgfalt Versuche mit denselben Versuchsobjekten wie LEPESCHKIN und TRÖNDLE, nämlich mit *Rhoeo* und *Buxus*, an und gelangt zu dem Ergebnis, dass dem Licht jeder Einfluss auf die Permeabilität abgeht. Innerhalb der Fehlergrenzen erhält er nämlich Werte, die bald auf eine Förderung, bald auf eine Hemmung der Permeation durch das Licht hindeuten. In seinen Versuchen mit *Rhoeo* hat sich jedoch ZYCHA eines Fehlers schuldig gemacht, welcher nach LEPESCHKIN (1930, S. 955) die Zuverlässigkeit der Resultate beeinträchtigt. Er bestimmt nämlich die isotonischen Koeffizienten für  $\text{KNO}_3$  und Rohrzucker nicht an denselben, sondern an verschiedenen Schnitten, was kaum als zweckmässig angesehen werden kann, wenn wir in Betracht ziehen, dass die Salzpermeabilität gering ist und dass die osmotischen Werte der einzelnen Schnitte ja nicht genau die gleichen sind, sondern geringe Schwankungen aufweisen, die bei derartigen genauen Messungen von Belang sein können. LEPESCHKIN (1932 b, S. 578) tadelt auch, dass ZYCHA vor dem Versuch nicht die Schnitte, sondern die ganze Pflanze im Dunkeln hält, wobei sich in der Sukkulente *Rhoeo* vielleicht organische Säuren bilden, die nach der nicht näher begründeten Ansicht LEPESCHKINS die Permeabilität erhöhen sollen.

Mit *Rhoeo* führt LEPESCHKIN (1932 b) noch Versuche nach der Methode der isotonischen Koeffizienten aus und kommt zu dem Ergebnis, dass die Permeabilität bei diffusem Sonnenlicht 1.5mal grösser ist als im Dunkeln. Obwohl er die Bestimmungszeiten der plasmolytischen Grenzwerte nun geändert hat (bei  $\text{KNO}_3$  jetzt 20–30 Minuten, bei Rohrzucker 40–50 Minuten), sind dieselben noch immer nicht ganz zweckmässig, weshalb wir uns kaum auf seine Resultate verlassen können. (Vgl. weiter unten, S. 35, die nach der Methode der isotonischen Koeffizienten ausgeführten Versuche.)

Bei seiner Untersuchung der koagulierenden Wirkung von Salzen auf das Zellplasma hat KAHHO (1921) Parallelversuche im Licht und im Dunkeln ausgeführt. Er stellt Schnitte von Blättern des Rotkohls, in Lösungen von NaJ, NaBr und NaCNS gebracht, ins Licht und ins Dunkle und plasmolysiert die Schnitte dann in Rohrzucker. Wenn nun in den belichteten Schnitten 1.5-1.7mal so viel Zellen abgestorben sind als in den dunkelbehandelten, so führt KAHHO dies auf eine grössere Permeationsgeschwindigkeit im Lichte zurück. Da aber das Licht in diesem Falle auch schon an und für sich in einer ursächlichen Beziehung zum Absterben der Zellen stehen kann, so bleiben wir über KAHHOS Schlussfolgerung in Unsicherheit.

Eingehender als KAHHO versucht es BRAUNER (1922, S. 538), dem Einfluss des Lichtes auf die Ionenpermeation nachzugehen. Er plasmolysiert *Avena*-Koleoptilen in Lösungen von  $\text{NaNO}_3$  und verfolgt den Verlauf der Deplasmolyse im Licht und im Dunkeln, wobei sich im ersteren Fall eine grössere Permeationsgeschwindigkeit ergibt. In einer späteren Untersuchung (1924, S. 115) verwirft er jedoch selbst diese Methode als unbefriedigend. Er erwähnt u. a., dass die Verfolgung der Deplasmolyse im roten Licht (= im Dunkeln) mitunter sehr schwierig ist und dass das lange Liegen der Koleoptilen in den Salzlösungen auf dieselben schädigend einwirkt. Er studiert nun dasselbe Thema, indem er die Leitfähigkeit der Koleoptilen verfolgt. Diese versieht er mit Elektroden und stellt im Lichte eine grössere Leitfähigkeit als im Dunkeln fest, hebt aber selbst Fehler seiner Methode hervor, die sichere Schlussfolgerungen unmöglich machen. Ein solcher Fehler ist u. a. die Verwundung der Koleoptilen beim Anbringen der Elektroden.

Bei ihren Untersuchungen an *Beggiatoa* kommen RUHLAND und HOFFMANN (1925) zu dem Ergebnis, dass das Licht ohne Einfluss auf die Permeabilität des genannten Objekts ist. Die Versuche selbst legen sie nicht vor, sondern begnügen sich mit der Mitteilung des Resultates (l. c., S. 33). Nebenbei sei der von HUBER (1926, S. 184) kurz erwähnten Permeabilitätsversuche mit *Hedera* gedacht. Nach diesen dringt das Glycerin in die Zellen der Sonnenblätter langsamer ein als in die der Schattenblätter. Das Ergebnis schreibt HUBER der grösseren Viskosität des Plasmas in den belichteten Zellen zu.



Die Harnstoffpermeabilität von *Elodea* wird nach der üblichen grenzplasmolytischen Methode von MEINDL (1934) studiert. Die Forscherin führt Versuche im Sonnenlicht und im Dunkeln aus und beobachtet, dass die Permeabilität im ersteren bis etwa 50 % grösser als im letzteren ist. Diese Versuchsergebnisse machen einen durchaus überzeugenden Eindruck. Ausser im Sonnenlicht werden Versuche auch unter Einwirkung von ultravioletten Strahlen vorgenommen. Auch diese Strahlen bewirken eine starke Beschleunigung der Deplasmolyse, die jedoch, wie auch MEINDL bemerkt, wenigstens teilweise pathologischer Natur sein dürfte.

Auch nach der plasmometrischen Methode HÖFLERS ist der Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität des Protoplasmas studiert worden. So gibt HOFFMANN (1927, S. 590) an, dass das Glycerin in die Zellen von *Spirogyra* im Dunkeln um 60 % (bei Berücksichtigung der möglichen Fehler um 20–30 %) langsamer eindringt als im Licht. HOFMEISTER (1935) dagegen hat bei *Zygnema* keinen Einfluss des Lichtes auf die Permeation von Glycerin und Harnstoff gefunden. Er wünschte zu erfahren, ob das Mikroskopierlicht eine Zunahme der Durchlässigkeit verursache, und belichtete zu diesem Zweck das Versuchsobjekt mit einer Glühlampe zu 1,500 Watt. Es liess sich jedoch im Licht und im Dunkeln kein Unterschied in der Permeationsgeschwindigkeit feststellen.

Der plasmometrischen Methode bedient sich auch WAHRY (1936) in ihrer Untersuchung über den Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität bei Wasser- und Luftblättern von *Hippuris*. In ihren Versuchen mit ungefähr 20 verschiedenen Stoffen kommt sie zu dem Ergebnis, dass die Permeation einiger Stoffe durch das Licht gefördert, die Permeation anderer aber gehemmt wird, und zwar überdies so, dass sich die Wasser- und Luftblätter in dieser Hinsicht verschieden verhalten. Das Licht verursacht also eine völlige Verschiebung der Permeabilitätsreihe. – Dieses Resultat wäre an und für sich sehr bemerkenswert, wenn es nur stimmte. Gegen die Arbeit WAHRYs lassen sich jedoch Einwände vorbringen, die die erzielten Ergebnisse fraglich erscheinen lassen. Erstens ist zu bemerken, dass die Beleuchtung nicht immer die gleiche gewesen ist: die Versuche sind bei Tageslicht ausgeführt worden, dessen Intensität ja vom Bewölkungsgrad des Himmels sowie von der Tageszeit abhängig ist. So ist es möglich, dass WAHRY im Dunkeln



für einen Stoff eine etwas geringere Permeationsgeschwindigkeit als für einen anderen konstatiert hat, im Licht aber zu dem entgegengesetzten Resultat gekommen ist, eben weil das Licht von verschieden grosser Intensität gewesen ist. Zweitens ist es zur Erzielung richtiger Ergebnisse notwendig, dass die Parallelversuche im Licht und im Dunkeln zu gleicher Zeit und mit benachbarten Blättern ein und desselben Individuums vorgenommen werden. Das ist anscheinend nicht geschehen, da WAHRY angibt, dass die Aquarien mit *Hippuris* vor Beginn der Dunkelversuche bedeckt wurden. Es erscheint somit fraglich, ob die von WAHRY erhaltenen Permeabilitätswerte im Licht und im Dunkeln untereinander genau vergleichbar sind. Drittens ist zu bemerken, dass die Aquarien 24 Stunden vor den Dunkelversuchen verdunkelt wurden, was bedeuten würde, dass die Pflanzen wenigstens diese Zeit im Dunkeln gewesen sind. (Möglich dünkt aber, dass bei den Versuchen auch solche Blätter zur Anwendung gekommen sind, die bedeutend länger des Lichtes entbehrt haben.) Nun wirkt aber die Dunkelbehandlung, wie weiter unten, S. 66, in dieser Abhandlung gezeigt wird, wenigstens im Falle der *Elodea*- und *Chara*-Zellen auf die Dauer permeabilitätssteigernd. Vielleicht beruht es auf derartigen Erscheinungen, dass WAHRY in einigen Fällen beobachtet hat, dass die Permeabilität im Dunkeln grösser als im Licht ist. Jedenfalls scheinen weitere Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes auf die Durchlässigkeit der Blattzellen von *Hippuris* nötig, ehe die Sachlage als endgültig geklärt angesehen werden kann.

In der Literatur stossen wir auf mehrere Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes auf die Farbstoffpermeabilität der Zellen. Bei solchen Arbeiten ist es meistens sehr schwierig zu entscheiden, ob die dabei beobachteten Unterschiede hinsichtlich der Färbung von einer veränderten Permeabilität oder aber von Veränderungen des Speichungsvermögens der Zellen herrühren. Die mittels der in Frage stehenden Methode erzielten Resultate sind deshalb mit Vorsicht zu beurteilen.

Die ersten derartigen Versuche sind von SEGEL (1915) ausgeführt worden. Er hielt Blätter von *Elodea densa* zuerst 2 Stunden in 0.5 %iger Knopscher Lösung im Licht und im Dunkeln und übertrug die Objekte danach in eine ähnliche Lösung, jetzt aber mit einem Zusatz von 0.0004 % oder 0.0008 % Methylenblau oder Neutralrot,

und liess sie nun ebenfalls im Licht und im Dunkeln stehen. Nach Verlauf von 3-8 Stunden konnte er bei den belichteten Objekten eine bedeutend stärkere Färbung als bei den dunkelbehandelten Blättern feststellen. Ähnliche Versuche haben auch A. und W. W. EFIMOFF (1925) unternommen. Sie stellen in Methylenblau-, Vesuvin-, Toluidinblau- und Neutralrotlösungen gebrachte *Paramecien* und *Stylonichien* ins Licht und ins Dunkle und konstatieren nach Ablauf einer bestimmten Zeit in den belichteten Zellen einen viel höheren Gehalt an Methylenblau als in den dunkelbehandelten Zellen. Für Vesuvin und Toluidinblau wird das Entgegengesetzte gefunden, während im Neutralrot bei Licht und bei Dunkel jeder Unterschied ausbleibt. Die drei letztgenannten Resultate führt LEPESCHKIN (1930, S. 960) jedoch auf eine durch das Licht bewirkte chemische Veränderung der betr. Farbstoffe zurück.

Eingehender ist die Einwirkung des Lichtes auf die Permeabilität unter Anwendung von Methylenblau von LEPESCHKIN (1930) untersucht worden. Er stellt zunächst aus Blättern von *Elodea* eine Farbenreihe her, in welcher der Farbenunterschied zweier aufeinanderfolgender Glieder stets der gleiche ist. Mit dieser Skala vergleicht er nun die zu untersuchenden Blätter und bestimmt in dieser Weise den Grad der Farbstoffaufnahme. Die Versuchsblätter bedeckt er vor den Versuchen teilweise mit Stanniol, so dass der Unterschied im Licht und im Dunkeln sich an ein und demselben Blatt bestimmen lässt. In dieser Weise führt er zahlreiche verschiedene Versuche u. a. sogar über den Einfluss verschiedenfarbigen Lichtes aus, wobei nach ihm die Permeation durch ultraviolettes Licht am meisten, durch rotes Licht am wenigsten gefördert wird. Die ausserordentlich schönen und anscheinend genauen Werte LEPESCHKINS veranlassen mich zur Ausführung einiger Versuche nach der von ihm befolgten Methode. Dabei konnte ich in der Tat, wenn die Blätter dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt wurden, einen Unterschied der Farbanhäufung im Licht und im Dunkel konstatieren und zwar, den Ergebnissen LEPESCHKINS entsprechend, zugunsten der belichteten Blatteile. Dagegen genügte eine in 41 cm Entfernung von den Versuchsobjekten aufgestellte Osram-Nitra-Glühlampe zu 300 Watt schon nicht mehr, um eine wahrnehmbare Wirkung hervorzurufen. In der nach den Angaben LEPESCHKINS hergestellten Vergleichsskala war es mir jedoch (möglicherweise wegen einer schlech-

teren Qualität der Versuchsobjekte als derjenigen LEPESCHKINS) unmöglich, unter Ausschaltung der Phantasie die benachbarten Blätter betreffs ihrer Anfärbung zu unterscheiden, sogar 6–7 nacheinander stehende Blätter schienen gleich viel gefärbt zu sein. – Dass durch das Licht nicht die Bindung der Farbstoffe im Zellinnern, sondern eben die Permeabilität des Plasmas beeinflusst wird, geht nach LEPESCHKIN aus folgenden Beobachtungen hervor. Nach 9 Minuten entsprach die Farbstoffmenge im Lichtblatte dem Skalenblatt 9.2 und im Dunkelblatte dem Skalenblatt 7. Nach 22 Minuten war der Unterschied noch deutlich, nicht aber mehr nach 100 Minuten. Auf den maximalen Grad der Akkumulation hat also das Licht nach LEPESCHKIN keinen Einfluss, weshalb die Unterschiede seiner Ansicht nach von Permeabilitätsdifferenzen herrühren müssen. Hierzu möchte ich bemerken, dass ein Unterschied zwischen den Blättern 9.2 und 7 nach meinen Erfahrungen nicht zu sehen ist und dass die Farbe nach 100 Minuten schon so dunkel sein kann, dass sie sich aus diesem Grunde nicht mehr unterscheiden lässt, auch wenn Differenzen hinsichtlich der aufgenommenen Farbstoffmengen noch beständen. Später (1932 b) hat LEPESCHKIN seine Versuche wiederholt und ist auch jetzt zu denselben Ergebnissen wie früher gekommen.

Wohl der unsichersten Methode bedient sich in seinen Farbstoffversuchen HOMÈS (1933). Er bringt eine bestimmte Menge Algen der Gattungen *Halopteris*, *Cystoseira*, *Dictyota* oder *Dictyopteris* in abgemessene Quantitäten Methylenblaulösung und verfolgt kolorimetrisch die Entfärbung der Aussenlösung im Licht und im Dunkeln. Da aber diese Entfärbung wohl nicht ausschliesslich von der Akkumulierung des Farbstoffes im Zellinnern der Versuchspflanzen verursacht wird, sondern hierbei auch die Adsorption desselben an den Zellwänden als Faktor in Betracht kommt und da es ausserdem nicht klar ist, ob bei diesen Versuchen tatsächlich die Farbstoffpermeabilität des Protoplasmas der begrenzende Faktor ist, kann man das Resultat des genannten Forschers, nach welchem die Farbstoffpermeabilität im Licht die gleiche wie im Dunkeln sein würde, nicht für sicher ansehen.

M. M. BROOKS (1926) hat die Anhäufung von 2,6-Dibromphenol-indophenol in *Valonia*-Zellen studiert. Sie verschliesst die Versuchsgefässe mit lichtdurchlässigen Deckeln von verschiedener Farbe,

so dass den Versuchsobjekten entweder volles Tageslicht oder nur ultraviolette, blaues, grünes oder rotes Licht zugeführt wird. Nach bestimmten Zeitabschnitten entnimmt sie den Lösungen je einige Zellen, wäscht und trocknet sie ab und isoliert ihren Zellsaft in kleine Glasröhren. Durch Vergleich mit einer Vergleichsskala bestimmt sie nun die Farbstoffkonzentration des Zellsaftes. Die Resultate fasst BROOKS in Kurven zusammen, die zu erkennen geben, dass die in den Zellen enthaltene Farbstoffmenge im Licht grösser als im Dunkeln ist und mit abnehmender Wellenlänge des verwendeten Lichtes wächst. Der allgemeine Verlauf des Prozesses folgt der Gleichung

$$K = \frac{1}{t} \log \frac{a}{a-x},$$

in welcher  $a$  angibt, wieviel Farbstoff die Zelle im Gleichgewichtszustand,  $x$  wieviel sie nach Verlauf der Zeit  $t$  enthält, während  $K$  eine Konstante darstellt. Bei der Besprechung der Resultate kommt BROOKS zu dem Schluss, dass das verschiedene Eindringen des Farbstoffes in die Zellen auf einer verschieden grossen Permeabilität beruht, und dieselbe Deutung findet man überall in der Literatur wiederholt. Unterzieht man aber die von BROOKS für die Grössen  $a$  und  $K$  der obigen Formel erhaltenen Werte einer näheren Betrachtung, so ergibt sich, dass ihre Versuche lediglich von einer Beeinflussung des Speicherungsvermögens der Zelle für den Farbstoff, nicht aber von einer Zunahme der Permeabilität durch das Licht zeugen. Als Wert für  $a$  erhält sie im Dunkeln 50, im roten Licht 120, im grünen 140, im blauen 170, im ultravioletten 190 und im weissen 245, m. a. W. enthalten die Zellen im Gleichgewichtszustand unter den verschiedenen Lichtbedingungen bei weitem nicht die gleiche Farbstoffmenge, sondern diese wächst mit abnehmender Wellenlänge des Lichtes, ihren Höchstwert im weissen Licht erreichend. Die entsprechenden Werte für  $K$  (0.0512, 0.0603, 0.0625, 0.0790, 0.0636 und 0.0608) sind dagegen untereinander praktisch gleich. Da nun  $K$  gerade das Permeationsvermögen angibt ( $K$  entspricht nämlich den Permeationskonstanten bei BÄRLUND 1929, S. 65, und bei COLLANDER & BÄRLUND 1933, S. 26), geht aus den Werten von BROOKS deutlich hervor, dass die Permeabilität wie im Dunkeln so



auch bei den verschiedenartigen Beleuchtungen stets die gleiche gewesen ist. Die Versuche BROOKS' lassen zugleich erkennen, wie gefährlich es ist, vom Licht hervorgerufene Unterschiede hinsichtlich der Farbstoffaufnahme ohne weiteres auf Permeabilitätsunterschiede zurückzuführen.

Die Untersuchungen von KISSELEW (1925) und LINSBAUER (1927) über den Einfluss des Lichtes auf die Farbstoffpermeabilität der Schliesszellen können hier mit dem Hinweis auf die sehr zutreffende Kritik derselben seitens PEKAREKS (1936) übergangen werden.

Einer Methode, nach welcher die im Licht und im Dunkeln von den Zellen aufgenommenen Stoffmengen direkt durch chemische Analyse des Zellsaftes bestimmt werden, bedienen sich HOAGLAND & DAVIS (1923) sowie HOAGLAND, HIBBARD & DAVIS (1926). Das Versuchsobjekt, *Nitella*, bringen sie in sehr verdünnte Salzlösungen. Nachdem die Zellen einige Stunden oder Tage in den Lösungen gelegen haben, erfolgt eine Analyse des Zellsaftes. Das Resultat zeigt, dass die Ionen im Licht wesentlich besser als im Dunkeln von den Zellen aufgenommen werden. Die Verfasser zeigen, dass dieses Ergebnis nicht in erster Linie auf eine Veränderung der passiven Permeabilität zurückzuführen ist, sondern darauf, dass dem System mit dem Licht Energie zugeführt wird, wodurch die aktive Konzentrationsarbeit der Zellen intensiver wird. — JACQUES & OSTERHOUT (1934) stellen in ihren Untersuchungen fest, dass die  $K^+$ -Aufnahme seitens der Zellen von *Valonia* bei Licht intensiver ist als im Dunkeln, und INGOLD (1936), der die Absorption verschiedener Ionen durch *Elodea canadensis* studiert hat, findet diese im Licht ebenfalls grösser als im Dunkeln. Auch in diesen Fällen handelt es sich um Erscheinungen, die wohl kaum als einfache Permeationsprozesse anzusehen sind.

Den Einfluss des Lichtes auf die Exosmose studieren BLACKMAN & PAINE (1918). Sie bringen ein Blattgelenk von *Mimosa* in ein kleines, etwa 1 ml fassendes und mit Platinelektroden versehenes Gefäss und messen die Leitfähigkeit der Lösung bei Licht und im Dunkeln. Das Licht wirkt nun nach den Beobachtungen der Verfasser in der Weise, dass, wenn ein im Dunkeln gehaltenes Gelenk plötzlich beleuchtet wird, im Anfang eine Steigerung der Exosmose eintritt, die nach etwa einer halben Stunde aber wieder

nachlässt. Wird das Licht ausgelöscht, so steigt die Exosmose von neuem, um aber gleich danach wieder rasch zu sinken. Wie bei allen Versuchen über die Exosmose zelleigener Stoffe aus einem vielzelligen Gewebe wird auch hier die Beurteilung der Ergebnisse durch den Umstand erschwert, dass sich die aus absterbenden Zellen stattfindende Exosmose nicht von derjenigen, die aus normalen Zellen geschieht, unterscheiden lässt. Gleiches gilt auch von der nach derselben Methode ausgeführten Untersuchung DILLEWIJNS (1927, S. 557) über den Einfluss des Lichtes auf die Exosmose aus Hypokotylen von *Helianthus*. Nach ihm wird die Permeabilität im allgemeinen durch das Licht erniedrigt, ganz im Anfang jedoch auch erhöht. Bezüglich seiner Resultate meint DILLEWIJN auch selbst, dass man es hier wohl kaum mit einer einfachen Änderung der Durchlässigkeit zu tun habe, sondern dass im Gegenteil ein recht komplizierter Vorgang vorliege.

KISSELEW (1925) kommt bei seinen vornehmlich mit *Rhoeo* ausgeführten Untersuchungen zu dem Schluss, dass die Permeabilität der Schliesszellen vom Öffnungszustand der Spaltöffnungen abhängig ist, und zwar so, dass sie bei geschlossenen Spaltöffnungen grösser gefunden wird. Indem er die Öffnung und Schliessung der Spaltöffnungen u. a. dadurch bewirkt, dass er die Versuchsobjekte vor Beginn der Versuche im Licht und im Dunkeln hält, schreibt er (S. 292) der Dunkelheit einen die Permeation fördernden Einfluss zu. Er führt zuerst einige Versuche mit Indigokarmin aus, geht aber, da er sie für unsicher hält, zu Diastase-, Rohrzucker- und Kaliumnitratlösungen über, deren Permeationsgeschwindigkeit er danach schätzt, wie rasch durch ihre direkte oder indirekte Einwirkung die in den Schliesszellen enthaltene Stärke hydrolysiert wird. Dies konstatiert er durch Zählung der Stärkekörner. Er führt auch plasmolytische Versuche mit  $\text{KNO}_3$  aus, indem er die Rohrzuckerwerte der Schliesszellen sowohl vor als nach dem Liegen in der Salzlösung bestimmt. Bei sämtlichen Versuchen gelangt er zu dem Ergebnis, dass die Permeationsgeschwindigkeit bei geschlossenen Spaltöffnungen grösser ist als bei geöffneten. – Diese Resultate werden indes durch so viele Nebenfaktoren beeinflusst, dass wir über ihre Stichhaltigkeit und vor allem über ihre Deutung nicht sicher sein können. So erwähnt KISSELEW auch selbst, dass die Zählung der Stärkekörner nicht als ein genaues Kriterium gelten

kann, weil ja die Grössenunterschiede der Körner hierbei unberücksichtigt bleiben.

WARNER (1932) hat an *Elodea* einige Versuche über den Einfluss des Lichtes auf die Zuckeraufnahme ausgeführt. Er legt die Sprosse in eine Nährlösung, welcher entweder 5 % Glukose oder 5 % Rohrzucker zugesetzt ist, und kommt so zu dem Ergebnis, dass während 48 Stunden belichtete Zellen etwa 50 % mehr Glukose oder etwa 10 % mehr Rohrzucker durch Permeation erhalten haben als dunkelbehandelte Zellen während der gleichen Zeit. Dieses Resultat kann indes nicht mit Sicherheit ausschliesslich der verschieden grossen Permeabilität zugeschrieben werden, da sich während einer so langen Zeit wie 48 Stunden in den Zellen zahlreiche Lebensvorgänge (Assimilation, Atmung usw.) abspielen, die alle auf das Resultat einwirken können.

Im Anschluss an ihre Untersuchungen über die Physiologie der Blattgelenke von *Phaseolus multiflorus* hat M. BRAUNER (1933) Beobachtungen auch über den Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität angestellt. In ihren Versuchen legt sie das Blattgelenk in ein Gefäss mit Wasser, Paraffinöl oder hypertonischer Rohrzuckerlösung. An der Mittelrippe des Blattes hat sie ein Bambusstäbchen befestigt, dessen Bewegungen ein mit einer Schreibspitze versehener Strohhalm auf eine rotierende Registriertrommel überträgt. Zuerst unternimmt sie Versuche im Dunkeln und stellt hierbei eine Aufwärtskrümmung des Gelenkes fest, was bedeutet, dass die Saugkraft auf der Unterseite des Gelenkes grösser ist als auf der Oberseite, da dass umgebende Wasser von jener kräftiger eingesogen wird als von dieser, oder, wenn sich das Gelenk in Paraffinöl befindet, die Unterseite der Oberseite Wasser entzieht. Wird das Gelenk belichtet, so tritt eine noch kräftigere Krümmung desselben ein, die als Zeichen einer erhöhten Wasserpermeabilität gedeutet wird. Der Versuch ist indes zu kompliziert, um uns über die Änderung der Durchlässigkeit wirklich überzeugende Daten geben zu können.

Auf die Wasserpermeabilität bezieht sich auch die Untersuchung L. BRAUNERS (1935) an *Beta vulgaris*. Er misst hier die Ausdehnungsgeschwindigkeit eines in Wasser gebrachten, bereits etwas welken, mit dem Korkbohrer entnommenen Wurzelstückes im Licht und im Dunkeln. Zuerst lässt er das Stückchen 15 Minuten im Dunkeln schwellen, belichtet es danach während 15 Minuten

und verfolgt dann noch während weiterer 30 Minuten die Ausdehnungsgeschwindigkeit im Dunkeln. Als Lichtquelle dienen bei ihm zwei Osram-Nitra-Glühlampen zu 150 Watt. Seine Ergebnisse fasst BRAUNER in einer Kurve zusammen, die die Änderung der Ausdehnungsgeschwindigkeit angibt. Im Dunkeln nimmt die Geschwindigkeit der anfangs sehr schnellen Expansion gleichmässig ab. Wird aber das Gewebe nach einer anfänglichen Dunkelperiode für 15 Minuten belichtet, so nimmt die Kurve einen mehr horizontalen Verlauf an und geht jetzt bis zum Ende des Versuches oberhalb der Dunkelkurve hin. Letzterer Umstand hat HUBER (1936) zu einer treffenden Kritik der Arbeit BRAUNERS veranlasst. Wäre nämlich die Biegung der Kurve, wie BRAUNER behauptet, von einer Steigerung der Wasserpermeabilität hervorgerufen, so müsste der Gleichgewichtszustand, der im Dunkeln bei 45 Minuten erreicht wurde, schon früher eintreten, d. h. die Lichtkurve müsste schon vor Ablauf der 45 Minuten einen waagerechten Verlauf annehmen und in dem gleichen Punkt wie die Dunkelkurve endigen. Da dies aber nicht der Fall ist, bemerkt HUBER mit Recht, dass die Erscheinung eher darauf deutet, dass die Wasserkapazität des Zellgewebes, vielleicht infolge einer Vergrösserung des osmotischen Wertes durch Einwirkung des Lichtes, im Lichtversuch grösser ist als im Dunkelversuch. Eine Änderung der Wasserpermeabilität braucht hier also nicht vorzuliegen.

In einer späteren Arbeit untersuchen L. & M. BRAUNER (1936) die Zuckerpermeabilität von *Daucus carota*. Sie schneiden lebende Mohrrüben in 1 mm dicke Scheiben von 1 cm Durchmesser, legen eine bestimmte Anzahl solcher Scheiben für 20 Stunden in eine abgemessene Menge Wasser und bestimmen dann das ausgetretene Mono- wie auch Disaccharid nach Licht- und Dunkelbehandlung der Objekte. Als Lichtquelle diente bei ihnen eine Osram-Nitra-Glühlampe zu 300 Watt. Um einem Sauerstoffmangel vorzubeugen, wurde durch die Versuchsgefässe ein Luftstrom geleitet, der zugleich das Wasser und die in diesem liegenden Scheiben in ständiger Bewegung hielt. Die Zuckeranalysen zeigten, dass die Permeation im Dunkeln effektiver gewesen war als bei Licht, also ganz entgegen den Beobachtungen bezgl. des Wassers. COLLANDER (1936) hat eine Kritik dieser Arbeit veröffentlicht und bemerkt, dass es sich mit der von den Verfassern befolgten Methode nicht beweisen lässt, dass auch



nur der grösste Teil des in der Lösung befindlichen Zuckers von den gesunden Zellen des Objektes stamme, da aus einer toten Zelle mehr Zucker hinauspermeiert als aus tausend gesunden Zellen. Unter solchen Umständen sei es schwer zu sagen, inwiefern die normale Exosmose durch das Licht beeinflusst worden ist. Auf diese Kritik antwortet L. BRAUNER (1936) etwa in der folgenden Weise: Angenommen, die in die Aussenlösung übergetretene Zuckermenge stamme, wie es COLLANDER vermutet, zum grossen Teil aus abgestorbenen oder absterbenden Zellen, so steht immerhin der experimentelle Befund fest, dass die exosmierte Zuckermenge im Licht herabgesetzt ist. Eine »Lichtreaktion« seitens der unbeschädigten oder der beschädigten Zellen hat also nachweislich stattgefunden. Ist es dann aber nicht wahrscheinlicher, dass sie den unbeschädigten Zellen eigen ist? — Diese Argumentation BRAUNERS ist zweifellos sehr logisch, doch bleibt es wohl nach wie vor sehr wünschenswert, dass die angebliche Herabsetzung der Zuckerpermeabilität im Licht mittels irgendeiner einwandfreieren Methode nachgeprüft wird.

Schliesslich mögen hier noch die mit tierischen Versuchsobjekten ausgeführten Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität kurz erwähnt werden. TCHAKHOTINE (1921) richtete ein ultraviolettes Strahlenbündel gegen ein Seeigellei und beobachtete, dass in hypertonischer Aussenlösung an dessen Oberfläche an der vom Strahl getroffenen Stelle ein kleines Grübchen entstand, eine Ausbuchtung aber, wenn die umgebende Lösung hypotonisch war. Ähnliche Beobachtungen hat er später (1935; 1937) u. a. mit Eiern von *Pholas* gemacht. Diese Erscheinungen erklärt er durch die Annahme einer vergrösserten Permeabilität der betreffenden Stelle für Wasser und gelöste Stoffe. (Wahrscheinlich findet zugleich eine lokale Erweichung der Protoplastenoberfläche statt). TCHAKHOTINE nahm auch eine Färbung der Eier mit Neutralrot vor, brachte sie in alkalische Lösung und sah, dass gerade an der bestrahlten Stelle Gelbfärbung eintrat. Diese Permeabilitätszunahme müssen wir wohl als pathologisch ansprechen, da bekanntlich das unbeschädigte Protoplasma so gut wie ganz impermeabel für starke Basen ist. Hiermit harmoniert gut, dass alle diese Veränderungen nur durch ultraviolette Strahlen einer bestimmten Wellenlänge zustandegebracht werden. (Über die schädliche Einwirkung des Ultraviolettlichtes auf das Plasma vgl. z. B. HEILBRUNN & DAUGHERTY 1933 sowie MEINDL 1934.)

PACKARD (1924) färbte Paramaecien mit Neutralrot und brachte sie danach in schwache Ammoniaklösung. In seinen Versuchen (Dunkel und verschiedenfarbiges Licht) kommt er zu dem Resultat, dass der Farbenwechsel im

Licht rascher eintritt als im Dunkeln, und zwar desto rascher, je kurzwelliger das Licht ist. Doch auch diese Versuche geben uns noch keine Sicherheit darüber, dass der raschere Farbenwechsel durch eine gesteigerte Permeabilität zustandegebracht wäre. Da nämlich PACKARD bei den belichteten Zellen eine kräftige Fluchtreaktion angibt, kann die Beschleunigung des Eindringens des ausserordentlich leicht permeierenden Ammoniaks gerade durch diese diffusionsfördernde Bewegung hervorgerufen sein.

Mit roten Blutkörperchen des Menschen und des Rindes unternimmt LEPESCHKIN (1933) Versuche u. a. nach der Methode der isotonischen Koeffizienten. Er untersucht nun beim Menschen die Permeation der Glukose, beim Rind die des NaCl sowohl im diffusen Licht als im Dunkeln. Als untereinander isotonisch betrachtet er hierbei hypotonische Lösungen, die die gleiche Hämolyse bewirken. Die Resultate der Versuche deuten nach LEPESCHKINS Meinung auf eine grössere Permeationsgeschwindigkeit im Licht als im Dunkeln. Bei einer anderen Methode, deren LEPESCHKIN sich bedient, wendet er als Kriterium direkt die Hämolyse an. Es dringt nämlich das Glyzerin in die Zellen hinein und bewirkt Hämolyse. Da diese nun bei den Lichtobjekten früher eintritt als im Dunkeln, hat das nach LEPESCHKINS Ansicht als Zeichen einer rascheren Permeation im Licht als im Dunkeln zu gelten. Gegen diese Deutung ist zu bemerken, dass gegen sie schon seine eigenen Beobachtungen (1932 c), nach denen das Sonnenlicht die Beständigkeit der Blutkörperchen gegenüber hypotonischen Lösungen herabsetzt, streiten. Als dritte Methode bedient er sich der Hämatokritmethode. Er lässt Glukose in die Blutkörperchen permeieren, deren Volumen hierdurch zunimmt. Das Mass dieser Schwellung misst er nun im Hämatokrit und stellt hierbei fest, dass sie im Licht grösser ist als im Dunkeln, also gleichbedeutend mit einem gleichsinigen Unterschied im Permeationsgrad. Allerdings scheint die Übereinstimmung der einzelnen Versuche (Tab. 3) untereinander ziemlich schlecht zu sein.

Wollen wir nun auf Grund des Obigen zu einem möglichst wirklichkeitsgetreuen Begriff vom Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität gelangen, so sind wir gezwungen, alle Untersuchungen, die entweder hinsichtlich ihrer allgemeinen Methodik oder hinsichtlich der Details ihrer Ausführungsweise unbefriedigend erscheinen, ausser Betracht zu lassen. Von den sehr zahlreichen Arbeiten, in denen durch das Licht herbeigeführte Permeabilitätsänderungen studiert worden sind, bleiben so nur ganz wenige übrig, die als einigermaßen beweiskräftig angesehen werden können. Auch unter diesen beschäftigen sich nur wenige, wie vor allem diejenigen BROOKS' (1926) und ZYCHAS (1928), eingehend mit dem vorliegenden Thema, während die übrigen mehr oder minder den Charakter beiläufiger Beobachtungen tragen.

Wie uns bereits bekannt ist, liefern die mit der grössten Sorgfalt ausgeführten Untersuchungen BROOKS' den Nachweis, dass das

Licht wenigstens in bezug auf die Permeabilität der *Valonia*-Zellen für 2–6-Dibromphenolindophenol wirkungslos ist. Wenn auch die Versuchsmethode ZYCHAS nicht ganz einwandfrei ist, so zeigen doch seine Ergebnisse mit *Rhoeo*, dass das Licht zum mindesten keinen grossen Einfluss auf die Permeabilität hat. Andere Untersuchungen, in denen man zu negativen Ergebnissen gelangt ist und gegen deren Methode und Ausführungsweise sich keine schwerwiegenden Einwände vorbringen lassen, sind die Arbeiten RUHLAND & HOFFMANN'S (1925) sowie HOFMEISTERS (1935), nach denen das Licht bei *Beggiatoa* bzw. *Zygnema* keine Änderung der Permeabilität verursacht. Andererseits muten nicht weniger überzeugend die Ergebnisse HOFFMANN'S (1927) und MEINDLS (1934) an, nach denen die Glycerinpermeabilität bei *Spirogyra* und die Harnstoffpermeabilität bei *Elodea* durch das Licht sogar bedeutend gesteigert werden. Diesen Untersuchungen liessen sich vielleicht noch die plasmolytischen *Avena*-Versuche L. BRAUNERS (1922) anschliessen, deren Resultate, wenn auch nicht ganz sicher, so doch sehr wahrscheinlich sind und dem Natriumnitrat eine grössere Permeationsgeschwindigkeit im Licht als im Dunkeln zusprechen. In methodischer Hinsicht einwandfrei sind ferner die Versuche HOAGLANDS, HIBBARD'S und DAVIS' (1923; 1926) mit *Nitella*, die *Valonia*-Versuche JACQUES & OSTERHOUTS (1934) sowie die *Elodea*-Versuche INGOLDS (1936); dieselben zeigen deutlich den Einfluss des Lichtes auf die Salzaufnahme der untersuchten Pflanzen, aber hier handelt es sich, wie besonders von HOAGLAND und seinen Mitarbeitern hervorgehoben wird, wohl nicht um einen einfachen Permeationsvorgang, sondern um Prozesse wesentlich anderer Natur. Hinsichtlich aller übrigen Untersuchungen ist dagegen nur zu sagen, dass in ihnen entweder infolge methodischer Fehler so viele Nebenerscheinungen mitwirken, dass die Resultate sich nicht als Kriterien eines eventuellen Einflusses des Lichtes auf die Permeabilität ansprechen lassen, oder ihre Ausführungsweise mit so vielen Fehlern behaftet ist, dass sie höchstens nur zu recht unsicheren Wahrscheinlichkeitsschlüssen berechtigen.

Da sich somit unsere Erfahrungen über den Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität auf ein sehr bescheidenes Mass beschränken (vgl. HUBER 1936) und auch die uns z. Z. zur Verfügung stehenden Angaben höchst erheblich voneinander abweichen, erscheinen fortgesetzte Untersuchungen äusserst notwendig.

## II. EXPERIMENTELLER TEIL.

Bei der Wahl der Versuchsobjekte ging ich von der Überlegung aus, dass es wichtig wäre, Pflanzen zu finden, bei deren Untersuchung man sich einer Methode bedienen könnte, durch welche sich die eventuelle Einwirkung des Lichtes auf die Permeabilität möglichst einwandfrei an den Tag legen liesse und vermittels deren man untersuchen könnte, ob die Permeabilität für verschiedene Substanzen in derselben oder in verschiedener Weise vom Licht beeinflusst wird. Desgleichen war es interessant zu erfahren, ob es Versuchsobjekte gibt, die sich dem Licht gegenüber verschieden verhalten. Dadurch wäre uns vielleicht die Möglichkeit zu einer Erklärung der widersprechenden Angaben der bisherigen Literatur gegeben, und die erzielten Resultate würden unsere Kenntnis über den Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität der Wahrheit näher führen. Auch hatte man bei der Wahl der Objekte darauf Rücksicht zu nehmen, dass man die Arbeiten das ganze Jahr hindurch fortsetzen konnte. Ausserdem waren solche Pflanzenarten vorzuziehen, die schon früher verhältnismässig oft zu Permeabilitätsuntersuchungen herangezogen worden sind, so dass man sich über deren Versuchseigenschaften schon in den grossen Zügen im klaren war.

Als solche Versuchsobjekte boten sich mir *Chara ceratophylla*, *Rhoeo (Tradescantia) discolor* und *Elodea densa* dar. Bei meinen Versuchen mit der erstgenannten Pflanze bediente ich mich einer Methode, gemäss welcher die permeierten Stoffe analytisch direkt im Zellsaft bestimmt werden (COLLANDER 1930; COLLANDER & BÄRLUND 1933), die Ergebnisse also möglichst zuverlässig sind. *Rhoeo discolor* und *Elodea densa* untersuchte ich nach der plasmolytischen Methode. *Chara* erhielt ich zur Sommerzeit aus der Umgebung von Helsinki, die beiden übrigen Versuchsobjekte standen mir in den Gewächshäusern des Botanischen Gartens auch zur Winterzeit zur Verfügung. Sämtliche Pflanzen sind schon früher recht viel studiert worden, und ihre Versuchseigenschaften sind zum grössten Teil recht gut bekannt.



## 1. VERSUCHE MIT RHOEO DISCOLOR.

## A. METHODIK.

## a. Allgemeines.

Wie BÄRLUND (1929, S. 11) hervorhebt, sind bei plasmolytischen Versuchen drei Punkte von grosser Wichtigkeit, nämlich: 1. Die Zellen dürfen durch die verwendeten Lösungen nicht beschädigt werden. — 2. Auch eine schwache Plasmolyse muss sicher nachgewiesen werden können. — 3. Der osmotische Wert soll in den verschiedenen Schnitten möglichst gleich sein.

Wie bereits FITTING und BÄRLUND festgestellt haben, erfüllt *Rhoeo* diese Bedingungen weitgehend, und auf Grund meiner eigenen Versuche kann ich ihnen hierin beistimmen. Die von mir angewandten Chemikalien haben die Zellen nicht beschädigt, sondern diese wiesen in hypertonischer Kaliumnitratlösung nach Beendigung der Versuche stets eine schöne Plasmolyse auf. Z. B. in einer über 0.8-molaren Harnstofflösung waren die Zellen nach meinen Beobachtungen noch nach 6stündiger Versuchsdauer völlig lebensfähig. Einige Schnitte hatten zwar während der Versuche gelitten, doch habe ich feststellen können, dass dies von der zu geringen Dicke der Schnitte herrührte (vgl. unten).

Der Verlauf der Plasmolyse und der Deplasmolyse hat sich leicht verfolgen lassen. In den violetten, anthozyanhaltigen Zellen stellt man im allgemeinen auch die schwächste Plasmolyse mit Leichtigkeit fest. Zuweilen hat allerdings die von COLLANDER (1934, S. 227) beobachtete »horizontale Plasmolyse« gewisse Schwierigkeiten bereitet. Diese liessen sich jedoch in der Weise beseitigen, dass ich die Irisblende in schneller Folge öffnete und schloss, was stets diese »verborgene« Plasmolyse an den Tag brachte. Diese Anomalie machte sich insbesondere bei Anwendung von  $\text{KNO}_3$ -Lösungen geltend.

Der osmotische Wert ist in sämtlichen Zellen ein und desselben Schnittes stets wesentlich der gleiche gewesen. Oft wurden jedoch in Schnitten mit mehreren hundert Zellen eine oder zwei Zellen abnorm stark plasmolysiert gefunden. Solche Zellen fielen indes sofort als Ausnahmen ins Auge und wurden nicht berücksichtigt. Ganz selten ist ferner auch nicht, dass der Schnitt an dem einen Rande einen etwas niedrigeren osmotischen Wert aufweist als am anderen. Man stellt Unterschiede bis zu 1–2 % fest, die bei der Bestimmung des Plasmolysegrades natürlich zu berücksichtigen sind. Die Erscheinung dürfte auf die von FITTING (1915, S. 9) beobachtete Verschiedenheit des osmotischen Wertes im basalen, mittleren und apikalen Teil ein und desselben Blattes zurückzuführen sein.

## b. Anfertigung und Vorbehandlung der Schnitte.

Für meine Versuche mit *Rhoeo* benutzte ich ausschliesslich Epidermiszellen der Mittelrippe auf der Blattunterseite. Die Dicke der nach FITTING

(1915, S. 10) hergestellten Schnitte betrug 0.3–0.4 mm. Sie umfassten hierdurch auch einige subepidermale Zellagen, wichtig deshalb, weil zu dünne Schnitte bei den Versuchen so stark leiden, dass sogar 80 bis 90 % der Zellen zugrunde gehen. Ausserdem habe ich die Beobachtung gemacht, dass auch schon bei einem Schwund von nur 10 % der allgemeine Zustand der Zellen so stark geschwächt wird, dass eine beträchtliche Herabsetzung der Permeabilität eintritt (vgl. BÄRLUND 1929, S. 14, auch Fussn.). Die in einem Becherglas gewässerten Schnitte wurden mit dem Glasstab sorgfältig umgerührt und hiernach in zwei Portionen abgeteilt. Den einen Teil liess ich nun über Nacht im Dunkeln, den anderen Teil im Licht stehen, um am folgenden Morgen mit den eigentlichen Versuchen zu beginnen.

Schon FITTING (1915, S. 13) betont die Notwendigkeit, die Schnitte vor den Versuchen zu wässern. Hierbei sinkt nämlich der osmotische Wert infolge stattfindender Exosmose beträchtlich und erreicht nach FITTING binnen 4–6 Stunden den Gleichgewichtszustand. Durch eigene Versuche bin ich zu dem gleichen Ergebnis gekommen.

In der Literatur finden sich Erwähnungen darüber, dass das Wässern auf die Versuchsobjekte schädigend einwirke. So schreibt z. B. ALBACH (1931, S. 262), dass gewässerte *Rhoco*-Zellen die Deplasmolyse schlechter vertragen als nicht gewässerte. Durch meine eigenen Versuche wird diese Beobachtung jedoch nicht bestätigt.

### c. Die Lösungen und Chemikalien.

In Anlehnung an die Erfahrungen BÄRLUNDS (1929, S. 17) stellte ich meine Lösungen in gewöhnlichem Leitungswasser her. Nach einer vom Wasserleitungswerk der Stadt Helsinki am 2. V. 1935 ausgeführten Analyse enthielt das Leitungswasser 10.1 mg  $\text{Ca}^{++}$ , 2.4 mg  $\text{Mg}^{++}$ , 24.5 mg  $\text{SO}_4^{--}$ , 14.6 mg  $\text{HCO}_3^-$  und 4.2 mg  $\text{Cl}^-$  im Liter. Das pH betrug 6.9, im allgemeinen schwankt es unbedeutend beiderseits des Neutralpunktes. Dass eventuell von den Wasserhähnen etc. Verunreinigungen in die Lösungen gerieten, vermied ich in der Weise, dass ich das Wasser schon eine Weile vor Gebrauch aus der Leitung laufen liess.

Die Versuchslösungen wurden durch Verdünnung einer Stammlösung hergestellt, die gewöhnlich die gleiche Konzentration hatte wie die stärkste Lösung der betr. Versuche. Besonders wichtig war es, die für die Dunkel- und Lichtversuche benötigten Parallellösungen genau gleich konzentriert zu erhalten. Deshalb wurden sie auch stets in einer Portion zubereitet und erst dann nach sorgfältigem Umrühren mit dem Glasstab für die beiden Parallelversuche abgeteilt.

Als Versuchsgefässe dienten kleine, 3 cm hohe und 3.8 cm breite Glaszylinder, deren Wandungen zur Erzielung eines möglichst effektiven Temperaturengleiches zwischen dem Inhalt und dem umgebenden Wasser (s. S. 24) die Dicke von 0.8–0.9 mm nicht überschritten. Die etwa 26 ml fassenden Gefässe wurden mit 25 ml der Versuchslösung angefüllt und unter Zuhilfe-

nahme reinen Vaseline mit U-Glasscheiben luftdicht verschlossen. Hierdurch wurde die Verdunstung des Wassers fast völlig verhindert. Die geringen Mengen verdunstenden Wassers, die sich an den Wänden des Gefässes verdichteten, konnten durch Schütteln leicht wieder in die übrige Lösung gebracht werden. Diese Versuchsanordnung war im Hinblick auf die Erzielung richtiger Ergebnisse notwendig. Im Anfang bereitete mir nämlich die Verdunstung viel Ungemach und gab Anlass zu ganz irreführenden Ergebnissen. Trotz des luftdichten Verschlusses der Gefässe schienen die Zellen auch bei länger (etwa 24 Stunden) andauernden Versuchen nicht unter Sauerstoffmangel zu leiden.

Für die Versuche wählte ich sowohl in bezug auf die Molekülgrösse als auf die Lipoidlöslichkeit (COLLANDER & BÄRLUND 1933) möglichst verschiedene Chemikalien aus. Es kamen zur Anwendung: Glyzerin, Harnstoff, Methylharnstoff, Hexamethylenetetramin, Monazetin und Kaliumnitrat.

Sämtliche Chemikalien waren Schering-Kahlbaums reinstes Fabrikat, mit Ausnahme des Hexamethylenetetramins, das aus der Apotheke beschafft wurde, sowie des gewöhnlichen, käuflichen Rohrzuckers. Den Methylharnstoff kristallisierte ich aus Alkohol um, die Monazetinlösungen wurden durch Zugabe von etwas  $\text{CaCO}_3$  neutralisiert.

#### *d. Bestimmung des Plasmolysegrades und der Grenzkonzentration.*

Den Plasmolysegrad bestimmte ich in grossen Zügen nach BÄRLUND (1929, S. 21), kümmerte mich also nicht um das Plasmolysestadium der einzelnen Zellen, sondern allein darum, ein wie grosser Teil der Zellen plasmolysiert worden war. An den Schnitten untersuchte ich jedoch die Zellen der Querränder und nicht wie BÄRLUND den mit dem Mittelnerv des Blattes parallelen inneren Längsrand des Schnittes, weil am letzteren nicht alle Zellen das gleiche Plasmolysestadium aufwiesen, sondern dieses sich von den Seiten gegen die Mitte hin veränderte. An den Querrändern war dagegen die Plasmolyse stets gleich weit fortgeschritten, obwohl es vorkommen konnte, dass der eine Rand etwas stärker plasmolysiert war als der andere. Da der Plasmolysegrad der alleräussersten Zellreihe von demjenigen der übrigen im allgemeinen erheblich abwich (vgl. COLLANDER 1934, S. 226), untersuchte ich stets nur die Plasmolyse der drei folgenden Zellreihen. Selbstverständlich wurden bei der Untersuchung der Schnitte nur die Zellen der eigentlichen Mittelrippe berücksichtigt.

Im Anfang zählte ich (gewöhnlich von 50 Zellen) diejenigen Zellen ab, in denen Plasmolyse eingetreten war, und bestimmte so den Plasmolysegrad nach BÄRLUND, mich auch derselben Bezeichnungsweise bedienend. Als es sich aber herausstellte, dass auch eine einfache Abschätzung der Menge der plasmolysierten Zellen zum gleichen Ergebnis führte, liess ich von ihrer genauen Zählung in gewöhnlichen Verhältnissen ab und nahm dann eine solche nur in kritischen Fällen vor. Wenn beide Querränder nicht denselben Plasmolysegrad aufwiesen, bestimmte ich den endgültigen Plasmolysegrad nach ihrem Mittelwert.

Um den Fehlern zu entgehen, die durch einen wechselnden osmotischen Wert der verschiedenen Schnitte ein und desselben Blattes entstehen, griff ich zu zwei Verfahren. Nach dem ersten untersuchte ich jedesmal 3 bis 8 Schnitte gleichzeitig und wählte als schliessliches Resultat den erhaltenen Mittelwert. Im zweiten Falle verfuhr ich folgendermassen: Ich bestimmte zuerst den  $\text{KNO}_3$ -Wert der Schnitte und multiplizierte diesen dann, um zum annähernden Rohrzuckerwert zu kommen, mit dem osmotischen Koeffizienten 1.64 (FITTING 1917, S. 563). Hiernach bereitete ich 2 bis 3 diesem nahestehende Rohrzuckerlösungen zu und brachte in jede von ihnen mehrere Schnitte. Nachdem so die Schnitte in den Lösungen bis zur maximalen Plasmolyse gelegen hatten, was gewöhnlich  $1\frac{1}{2}$ -2 Stunden erforderte, wählte ich als Versuchsobjekte diejenigen Schnitte, die in irgendeiner der Lösungen zur Hälfte oder sonst bis zum gleichen Grade plasmolysiert waren.

Bei der Bestimmung der temporären plasmolytischen Grenzkonzentration (BÄRLUND 1929, S. 22) geschah es naturgemäss selten, dass bei einem bestimmten Konzentrationsgrad der Lösung gerade die Hälfte der Zellen des zu untersuchenden Schnittes plasmolysiert worden wäre. Es galt also oft, die Grenzkonzentration durch Interpolation abzuschätzen. Unten seien einige Beispiele über die Ausführungsweise dieser Abschätzung gegeben. Wir setzen die Zuckerlösungen zu 0.200 GM und als nächstfolgende Konzentration 0.210 GM:

Plasmolysegrad bei		Grenzkonzentration
0.200 GM	0.210 GM	
0	pl	0.205 GM
$\frac{1}{3}$	$\frac{2}{3}$	0.205 »
$\frac{1}{3}$	pl	0.202 »
$\frac{1}{3}$ - $\frac{1}{2}$	pl	0.201 »

#### e. Die technische Ausführung der Versuche.

Bei den Versuchen bediente ich mich folgender Versuchsanordnung (Abb. 1): In einer 7 cm hohen, runden emaillierten Schale (A) von etwa 35 cm Durchmesser steht eine mit einem Deckel verschliessbare Blechbüchse (B). In dieser Büchse und neben ihr in der Schale ruhen auf Glasfüsschen (C) zwei Glasplatten (D), die als Unterlage für die eigentlichen Versuchsgefässe (E) zu dienen haben. Die Schale wird nun bis möglichst dicht an die U-Glasdeckel (F) der Versuchsgefässe mit Wasser gefüllt. Das Ganze erhält Licht von einer in 41 cm Höhe aufgehängten Osram-Nitra-Glühlampe (G) zu 300 Watt (125 Volt). Dank dem umgebenden Wasser hielt sich die Temperatur in den Versuchsgefässen annähernd konstant, mit einem Unterschied von nur 0.0-0.5° C zwischen den Lösungen im Dunkeln



(B) und im Licht. Eine dicke, schwarze Rollgardine vor dem Fenster meines Arbeitsraumes schloss jedes fremde Licht aus. Da Wärmestrahlen von den im Wasser enthaltenen Verunreinigungen gierig adsorbiert werden, erneuerte ich das Wasser in der Schale jeden Tag.

**Hypertonische Lösungen.** — Mit hypertonen Lösungen führte ich zweierlei Versuche aus: erstens nach dem üblichen Reihenverfahren und zweitens nach dem sog. »Punktverfahren«. Das erstgenannte hat BÄRLUND (1929) meistens angewandt, das zweite nur ausnahmsweise (S. 84). Bei dem Reihenverfahren stellt man eine Reihe Lösungen von sukzessiv steigender

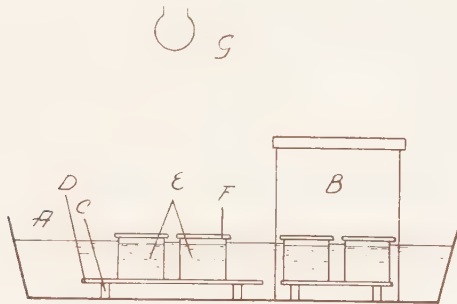


Abb. 1. Die Versuchsanordnung.

Konzentration her, in welche man dann die Schnitte bringt. In stark hypertonen Lösungen tritt zuerst Plasmolyse ein, erreicht ihr Maximum und geht dann allmählich zurück. Diese Vorgänge werden nun verfolgt und zu geeigneten Zeiten die temporären Grenzkonzentrationen notiert. Aus den erhaltenen Werten wird der »temporäre plasmolytische Koeffizient« (BÄRLUND 1929, S. 37), den ich nach MARKLUND (1936) mit  $\omega$  bezeichne, berechnet und die entsprechenden Kurven gezeichnet, die dann miteinander zu vergleichen sind. — Bei dem »Punktverfahren« werden nicht die Kurven in ihrer Gesamtheit verglichen, sondern nur ein bestimmter Punkt derselben. Hierbei werden also die Schnitte in eine hypertone Lösung von bestimmter Konzentration gebracht und dann die Zeit bestimmt, binnen welcher die Deplasmolyse so weit fortgeschritten ist, dass sich nur noch die Hälfte aller Zellen im Plasmolysezustand befindet. Da die Resultate am genauesten dann ausfallen, wenn nicht zu wenig und auch nicht zu viel Lösung

in die Zelle eingedrungen ist, benutzt man zweckmässig Punkte, die  $\omega$ -Werten von etwa 0.5 entsprechen. ( $\omega = \frac{C}{C_1}$ , wobei  $C$  den ursprünglichen osmotischen Wert der Zelle und  $C_1$  die plasmolysierende Grenzkonzentration der Aussenlösung zu einem bestimmten Zeitpunkt angibt.) – Der Vorteil des Reihenverfahrens liegt darin, dass sich der ganze Verlauf der Permeation verfolgen lässt, wohingegen das Punktverfahren dadurch bequem ist, dass man bei den Versuchen mit nur wenigen Lösungen auskommt.

Die Versuche nach dem Reihenverfahren führte ich in folgender Weise aus. An einem Teil der über Nacht gewässerten Schnitte bestimmte ich den Rohrzuckerwert der Zellen. Hiernach stellte ich eine Reihe von Lösungen her, in welchen der Konzentrationsunterschied der aufeinanderfolgenden Glieder beim Glyzerin 0.05 GM und beim Harnstoff 0.02 GM betrug. (Andere Stoffe als diese habe ich nach dem Reihenverfahren nicht untersucht.) Die auf Filtrierpapier rasch abgetrockneten Schnitte trug ich in die Versuchsgefässe in Zeitabständen von je einer Minute ein, d. h. während der Zeit, die die nachher erfolgende Untersuchung der Schnitte erforderte. Dadurch wurde bezweckt, dass die Schnitte genau die gleiche Zeit in den Lösungen zu liegen kamen. Die Schnitte ergriff ich mit der Pinzette in demjenigen Teil, der nicht mehr zum Mittelnerv gehörte. Die Pinzetten, Glasstäbe usw. wurden nach dem Gebrauch stets sorgfältig abgespült und getrocknet, da ihnen sonst beim Verdunsten des Wassers zurückbleibende Chemikalien anhaften konnten, die verändernd auf die Konzentration der Lösungen eingewirkt hätten. Die zu untersuchenden Schnitte übertrug ich vorsichtig auf den Objektträger in einen Tropfen der gleichen Lösung und bedeckte sie mit einem Deckglas. Für gewöhnlich arbeitete ich mit 80facher, bei Bedarf auch mit 350facher Vergrösserung. Die Lichtobjekte wurden bei Licht untersucht, die Dunkelobjekte dagegen unter Benutzung möglichst schwachen, durch eine Kaliumbichromatlösung geleiteten Lichtes. Anfangs mass ich die Temperatur der Versuchslösungen jede halbe Stunde; als es sich jedoch erwies, dass der eventuelle Temperaturunterschied zwischen den Lösungen im Dunkeln und im Licht während des ganzen Versuches der gleiche blieb, wurden schliesslich nur die Endtemperaturen notiert. Dass die Zellen den Versuch gut überstanden hatten, konstatierte ich in der gleichen Weise wie BÄRLUND (1929, S. 29): Ich liess die Schnitte

noch 2-5 Stunden nach Beendigung des Versuches in der Versuchslösung liegen und plasmolysierte sie dann in hypertonischer  $\text{KNO}_3$ -Lösung. Der Anschaulichkeit halber sei hier ein typischer nach dem Reihenverfahren ausgeführter Versuch mitgeteilt:

Versuch 356. 4. II. 1936. *Rhoco*. Harnstoff. Temperatur  $19.9^\circ \text{C}$ . Der Versuch wurde bei Licht ausgeführt. Die Pflanzen hatten zuvor 2 Tage im Dunkeln gestanden, die Schnitte durften 18 Stunden bis zum Beginn des Versuches in Wasser, und zwar ebenfalls im Dunkeln liegen.  $C = 0.210$ .

Zeit St.	0.240	0.260	0.280	0.300	0.320	0.340	GM Harnstoff	
							$C_1$	$\omega$
0 <sup>20</sup>	0	0	pl	pl	—	—	0.270	0.778
0 <sup>40</sup>	0	$\frac{1}{2}$	pl	—	—	—	0.260	0.808
1 <sup>00</sup>	0	$\frac{1}{3}$	pl	—	—	—	0.265	0.792
3 <sup>00</sup>	0	0	pl	—	—	—	0.270	0.778
5 <sup>00</sup>	0	0	v	$\infty$	pl	—	0.290	0.724
8 <sup>00</sup>	Schöne Plasmolyse in $\text{KNO}_3$ .							

Da es bei dem Punktverfahren unbedingt darauf ankam, Schnitte von genau dem gleichen osmotischen Wert zu erhalten, verfuhr ich in der bereits (S. 24) erörterten Weise so, dass ich eine Anzahl Schnitte in Rohruckerlösungen brachte und nach Erreichung maximaler Plasmolyse diejenigen Schnitte auswählte, die in irgendeiner der Lösungen gerade denselben Plasmolysegrad aufwiesen. Die Schnitte übertrug ich dann in die Versuchslösungen, 8-10 Schnitte in je ein Versuchsgefäß, und stellte diese dann ins Licht bzw. ins Dunkle. Nach der Plasmolyse verfolgte ich den Verlauf der Deplasmolyse und notierte den Zeitpunkt, zu welchem nur noch die halbe Zahl der Zellen plasmolysiert war. Aus gleichen Gründen wie vorher wurden nur die Endtemperaturen notiert. Hier sei ein typischer nach dem Punktverfahren ausgeführter Versuch wiedergegeben.

Versuch 51. 12. III. 1935. *Rhoco*. Harnstoff. Temperatur  $24.1^\circ \text{C}$ .  $C = 0.235$ . Der Versuch wurde bei Licht ausgeführt. Wässerung der Schnitte 18 Stunden bei Licht. Die Schnitte wurden um 12<sup>08</sup> Uhr in 0.365 GM Harnstofflösung gelegt.

Zeit	Plasmolysegrad der einzelnen Schnitte							Mittel
16 <sup>20</sup>	$\infty$ -pl	pl	$\frac{2}{3}$	$\frac{2}{3}$ - $\infty$	$\frac{2}{3}$ - $\infty$	$\infty$	$\infty$	$\infty$
16 <sup>38</sup>	$\frac{1}{2}$ - $\frac{2}{3}$	$\frac{2}{3}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$ - $\frac{2}{3}$	$\frac{2}{3}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$ - $\frac{2}{3}$	$\frac{1}{2}$ - $\frac{2}{3}$
16 <sup>45</sup>	$\frac{1}{3}$ - $\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{3}$ - $\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$ - $\frac{2}{3}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$ - $\frac{2}{3}$	$\frac{1}{2}$

Der Plasmolysegrad » $\frac{1}{2}$ » wurde also nach 4<sup>37</sup> Stunden erreicht.

Hypotonische Lösungen. — In der Literatur finden wir Angaben darüber, dass sich die Permeabilität der Protoplasten unter dem Einfluss der Plasmolyse verändert. Zu solchen Ergebnissen sind z. B. DE VRIES (1888), RUHLAND (1915, S. 459) und WEBER (1932) gekommen, während u. a. LEPESCHKIN (1909 b, S. 138), FITTING (1919, S. 110) und BÄRLUND (1929, S. 64) derartige Unterschiede nicht beobachtet haben. Am eingehendsten ist diese Frage von SCHMIDT (1936; vgl. auch HUBER & SCHMIDT 1933) studiert worden, welcher angibt, dass bei niedrigpermeablen Pflanzen wie *Rhoeo discolor* der Unterschied sehr gering ist, während er bei hochpermeablen Objekten recht hoch ansteigen kann. Nach SCHMIDT erhöht sich ausserdem die Wirkung der Plasmolyse mit dem Grad und der Dauer derselben.

Obwohl also nach Obigem die Permeabilität von *Rhoeo* durch Einwirkung der Plasmolyse nicht verändert wird, nahm ich Versuche auch mit hypotonischen Lösungen vor. Das Verfahren war folgendes. Es wurde zuerst der Rohrzuckerwert der Schnitte bestimmt, wonach die Herstellung der Lösungen erfolgte. Diese waren eben schwach hypotonisch. Die über Nacht im Licht und im Dunkeln gehaltenen Schnitte wurden mit Filtrierpapier getrocknet, dann brachte ich sie zu 10–15 Stück in je ihre Lösung und stellte diese ins Licht und ins Dunkle. Nach geeigneten Zeitabständen erfolgten Temperaturmessungen und Bestimmungen der plasmolytischen Grenzwerte der Schnitte in Halblight, d. h. im Licht einer Tischlampe. Die hierbei möglicherweise hervortretenden Permeabilitätsunterschiede zwischen den Licht- und den Dunkelschnitten geben nur die im Verlauf des eigentlichen Versuches und nicht mehr die bei der Bestimmung der Grenzwerte entstandenen Differenzen an. Zwecks Erzielung einer möglichst grossen Genauigkeit wurden die Bestimmungen sowohl an den Licht- wie an den Dunkelobjekten in den gleichen Lösungen, in derselben Lösungsreihe, ausgeführt. Zu diesem Zweck hatte ich zu Beginn des Versuches die Schnitte für die Lichtversuche um mindestens so viel früher ins Licht als die entsprechenden Dunkelobjekte ins Dunkle gebracht, als nach der Versuchszeit die Bestimmung des Grenzwertes der ersteren dauerte. Wegen der Exosmose wurden die Grenzwerte nicht in Rohrzuckerlösungen, sondern in Lösungen der gleichen Substanzen (Harnstoff bzw. Glycerin) bestimmt, in welchen sich die Schnitte während des Versuches befanden



hatten. Hierbei liess sich natürlich nicht ermitteln, wieviel von dem Stoff während des Versuches allein permeiert war, da diese Permeation noch bei der Bestimmung des Grenzwertes fort dauerte, immerhin aber, ob in der Permeation der licht- und der dunkelbehandelten Objekte ein Unterschied bestand. Es sei nun einer dieser Versuche hier mitgeteilt.

Versuch 68. 28. III. 1935. *Rhoeo*. Glycerin. Temperatur 22.8° C. Schnitte während 18 Stunden bei Licht gewässert, Versuch im Licht ausgeführt.  $C = 0.150$  GM. Die Schnitte in 0.130 GM Glycerinlösung eingelegt. Versuchsdauer 4<sup>23</sup> Stunden. Hiernach kamen die Schnitte in Glycerinlösungen abgestufter Konzentration, worin sie nach 30' untersucht wurden.

0.240	0.250	0.260	0.270	0.280	0.290	0.300	GM Glycerin	$C_1$
0	0-gv	gv	v	$\frac{1}{3}-\frac{1}{2}$	$\frac{2}{3}$	pl		0.283
Nach 4 <sup>23</sup> + 0 <sup>30</sup> Stunden war also $C_1 - C = 0.133$ GM.								

#### f. Die Fehlerquellen.

Die bei plasmolytischen Untersuchungen in Frage kommenden Fehler sind schon von BÄRLUND (1929, S. 49) eingehend behandelt worden. Ich begnüge mich deshalb lediglich mit einem Hinweis auf sie und berühre hier nur einige Punkte, die sich auf die eigentliche Arbeitstechnik beziehen. So z. B. die Subjektivität der Beobachtungen, die auch OPPENHEIMER (1932, S. 480) erwähnt und die bei der Bestimmung des Plasmolysegrades in Frage kommen kann. Diesbezüglich stelle ich mich auf denselben Standpunkt wie BÄRLUND (l. c., S. 24). Anstatt z. B. des Plasmolysegrades »v- $\frac{1}{3}$ » lässt sich unrichtig »v» oder » $\frac{1}{3}$ » schreiben, nicht aber mehr »gv-v» oder » $\frac{1}{3}-\frac{1}{2}$ », da letztere schon grobe Fehler sind, die gar nicht in Betracht kommen können. Die Grösse des so entstandenen Fehlers ist natürlich abhängig von der Konzentration der Lösung, in welcher er gemacht wird. Im allgemeinen ist er jedoch gering, 1.5-2.5 %.

Bei den nach dem Punktverfahren ausgeführten Versuchen ist es wichtig, durch möglichst wenige Zwischenbeobachtungen gerade den Zeitpunkt zu ermitteln, zu welchem die Prüfung der Schnitte vorzunehmen ist. Sonst besteht nämlich die Gefahr, dass die Schnitte bei ihrem wiederholten Transport auf den Objektträger und zurück Schaden nehmen könnten, was zu einer Änderung der Deplasmolyse-

zeiten führen würde. Dieser Fehlermöglichkeit wurde in der Weise vorgebeugt, dass von zwei Parallellösungen in der einen die Zwischenbeobachtungen und in der anderen die Schlussobservationen gemacht wurden. Natürlich war die Feststellung der zur Erreichung des Plasmolysegrades » $1/2$ » erforderlichen Zeit mit der Genauigkeit von Sekunden unmöglich, auf jeden Fall bleiben aber die Fehler gering und heben sich weitgehend auf: einmal ist nämlich die notierte Zeit zu kurz, ein andermal wieder zu lang.

Da ein Teil der Schnitte sowohl vor als während der Versuche im Licht, der andere Teil im Dunkeln zu liegen kam, war die Möglichkeit vorhanden, dass dies bei dem einen oder auch bei beiden zu einer Änderung des osmotischen Wertes entweder durch verschiedenen starke Exosmose oder durch veränderte Zusammensetzung des Zellsaftes der Licht- oder Dunkelobjekte geführt hätte. Um hierüber Aufschluss zu erhalten, wässerte ich die Schnitte mehrere Stunden lang im Licht und im Dunkeln und bestimmte hiernach ihren Rohruckerwert. Zur Erzielung möglichst genauer Resultate führte ich sowohl an den Licht- als den Dunkelobjekten die Bestimmungen gleichzeitig in der gleichen Lösung aus. Tabelle 1 zeigt die Ergebnisse. Die Versuchszeit ist gleichbedeutend mit der Zeit, während welcher sich die Schnitte im Licht bzw. im Dunkeln befunden haben,  $C_L$  und  $C_D$  bezeichnen die Zuckerwerte der Zellen im Licht bzw. im Dunkeln,  $T_L$  und  $T_D$  die entsprechenden Endtemperaturen. Sämtliche Werte für  $C$  stellen Mittelwerte von 5 Schnitten dar. Der osmotische Wert der Zellen scheint also nicht durch Licht oder Dunkel beeinflusst zu werden.

Tabelle 1. Änderung des osmotischen Wertes der Zellen durch Einwirkung von Licht und Dunkelheit.

Versuch	Versuchszeit St.	$C_L$	$C_D$	$T_L$	$T_D$
34 a <sub>1</sub>	20	0.188	0.188	23.5° C	23.4° C
34 b <sub>1</sub>	21	0.186	0.187	24.1°	23.9°
34 c <sub>1</sub>	23	0.190	0.190	25.2°	24.7°
36 a <sub>1</sub>	6	0.215	0.214	24.1°	24.2°
36 b <sub>1</sub>	7	0.212	0.216	24.3°	24.2°
36 c <sub>1</sub>	9	0.216	0.216	24.8°	24.7°
Mittel	—	0.201	0.202	24.3°	24.2°

Die mit den Temperaturunterschieden zwischen Licht und Dunkel verknüpften Fehlermöglichkeiten werden weiter unten im Anschluss an *Elodea* (S. 47) besprochen.

## B. DIE VERSUCHSERGEBNISSE.

### a. Einfluss des künstlichen Lichtes. (Grenzplasmolytische Bestimmungen.)

Als BÄRLUND das Eindringen der verschiedenen Stoffe in die Zellen von *Rhoeo* studierte, bediente er sich der  $P$ -Werte als Vergleichseinheit. Auf Grund meiner mit hypotonischen Lösungen ausgeführten Versuche war die Berechnung dieser Werte leider nicht möglich, da die Permeation noch bei der Bestimmung des Grenzwertes fort dauerte. Deshalb beschränkte ich mich auch lediglich auf die Berechnung des Unterschiedes der erhaltenen Grenzwerte und der ursprünglichen osmotischen Werte der Zellen im Licht und im Dunkeln und bestimmte ihr Verhältnis. War dieses Verhältnis gleich 1.00, so war die Permeation im Licht gleich gross wie im Dunkeln gewesen, war die Verhältniszahl grösser als 1.00, so war im Licht mehr Stoff eingedrungen als im Dunkeln, und umgekehrt.

Aus den mit hypertonischen Lösungen erhaltenen Resultaten wurden ebenfalls keine  $P$ -Werte berechnet. Bei meinen Versuchen nach dem Reihenverfahren verglich ich miteinander die Plasmolysekurven, bei dem Punktverfahren direkt die Zeiten, die die Erreichung des Plasmolysegrades » $1/2$ » erforderte. War diese Zeit im Licht z. B.  $a$  und im Dunkeln  $b$  Minuten, so gibt  $\frac{b}{a}$  das Verhältnis der Permeationsgeschwindigkeiten im Licht und im Dunkeln an.

In Tab. 2-8 sind die Ergebnisse zusammengestellt, zu denen ich mit *Rhoeo* unter Benutzung hypo- und hypertonischer Lösungen (nach dem Punktverfahren) gekommen bin.  $C$  ist der ursprüngliche Rohrzuckerwert der Zellen und  $C_1$  die Konzentration der Ausenlösung, ausgedrückt in GM (in den Versuchen mit  $\text{KNO}_3$  bezeichnet  $C_{\text{KNO}_3}$  den  $\text{KNO}_3$ -Wert der Zelle). Die Versuchszeit ist in den Versuchen mit hypertonischen Lösungen in Minuten, in den Versuchen mit hypotonischen Lösungen dagegen in Stunden angegeben.  $D_L$  und  $D_D$  bezeichnen die Unterschiede zwischen den erhaltenen

Tabelle 2. *Rhoeo*. Versuche mit hypertonischen Harnstofflösungen nach dem Punktverfahren.

Versuch	$C$	$C_1$	Versuchszeit, Min.		$r$	$T_L$	$T_D$
			Licht	Dunkel			
41	0.205	0.300	265	275	1.04	25.8° C	25.1° C
42	0.205	0.360	465	480	1.03	25.9°	25.4°
47	0.180	0.250	173	184	1.06	26.2°	25.9°
48	0.175	0.300	410	419	1.02	25.4°	24.7°
49	0.207	0.300	224	214	0.96	25.4°	24.8°
50	0.195	0.300	285	294	1.03	25.4°	25.2°
51	0.235	0.360	277	287	1.04	24.1°	24.0°
52	0.235	0.420	402	413	1.03	24.5°	24.2°
Mittel	—	—	—	—	1.03	25.3°	24.9°

Tabelle 3. *Rhoeo*. Versuche mit hypotonischen Harnstofflösungen.

Versuch	Versuchs- zeit St.	$C$	$C_1$	$D_L$	$D_D$	$r$	$T_L$	$T_D$
54	17 <sup>07</sup>	0.186	0.170	0.089	0.088	1.01	22.1° C	21.8° C
55	16 <sup>53</sup>	0.178	0.170	0.077	0.077	1.00	21.3°	21.1°
56	17 <sup>54</sup>	0.178	0.150	0.072	0.072	1.00	21.4°	21.2°
57	17 <sup>24</sup>	0.185	0.174	0.101	0.100	1.01	20.7°	20.4°
58	18 <sup>38</sup>	0.185	0.150	0.075	0.076	0.99	20.8°	20.6°
Mittel	—	—	—	—	—	1.00	21.3°	21.0°

Tabelle 4. *Rhoeo*. Versuche mit hypertonischen Glycerinlösungen nach dem Punktverfahren.

Versuch	$C$	$C_1$	Versuchszeit, Min.		$r$	$T_L$	$T_D$
			Licht	Dunkel			
62	0.190	0.480	170	174	1.02	23.3° C	23.1° C
63	0.175	0.420	140	142	1.01	23.7°	23.5°
65	0.180	0.480	218	222	1.02	22.9°	22.7°
66	0.180	0.540	300	305	1.02	23.1°	22.9°
Mittel	—	—	—	—	1.02	23.3°	23.1°



plasmolytischen Grenzwerten und den ursprünglichen osmotischen Werten der Zellen im Licht und im Dunkeln, also annähernd die permeierten Stoffmengen,  $T_L$  und  $T_D$  die entsprechenden Endtemperaturen der Lösungen,  $r$  ist das Verhältniß der im Licht und im Dunkeln permeierten Stoffmengen.

Tabelle 5. *Rhoeo*. Versuche mit hypotonischen Glycerinlösungen.

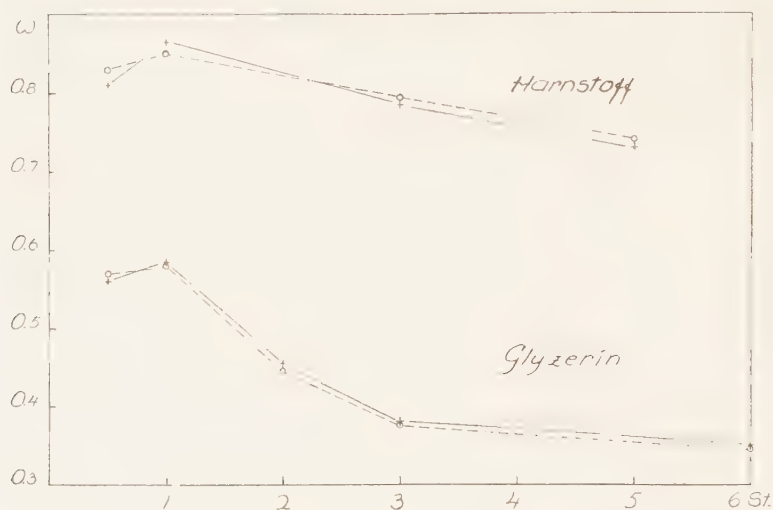
Versuch	Versuchs- zeit St.	$C$	$C_1$	$D_L$	$D_D$	$r$	$T_L$	$T_D$
67	3 <sup>32</sup>	0.150	0.140	0.123	0.122	1.00	22.9° C	22.7° C
68	4 <sup>53</sup>	0.150	0.130	0.133	0.133	1.00	22.8°	22.6°
69	3 <sup>53</sup>	0.192	0.190	0.205	0.208	0.99	21.8°	21.6°
70	5 <sup>10</sup>	0.192	0.180	0.208	0.206	1.01	22.3°	22.1°
Mittel	—	—	—	—	—	1.00	22.4°	22.3°

Tabelle 6. *Rhoeo*. Versuche mit hypotonischen Hexamethylentetraminlösungen.

Versuch	Versuchs- zeit St.	$C$	$C_1$	$D_L$	$D_D$	$r$	$T_L$	$T_D$
76	2 <sup>325</sup>	0.186	0.180	0.052	0.052	1.00	20.4° C	20.2° C
77	2 <sup>328</sup>	0.186	0.170	0.043	0.042	1.02	20.5°	20.2°
78	2 <sup>419</sup>	0.223	0.220	0.073	0.072	1.01	21.2°	21.3°
79	2 <sup>422</sup>	0.223	0.210	0.052	0.053	0.98	21.3°	21.3
80	2 <sup>322</sup>	0.176	0.170	0.073	0.070	1.04	20.8°	20.6
81	2 <sup>324</sup>	0.176	0.160	0.066	0.064	1.03	21.0°	20.6°
Mittel	—	—	—	—	—	1.01	20.9°	20.7°

Tabelle 7. *Rhoeo*. Versuche mit hypotonischen Monazetinlösungen.

Versuch	Versuchs- zeit St.	$C$	$C_1$	$D_L$	$D_D$	$r$	$T_L$	$T_D$
82	2 <sup>59</sup>	0.180	0.180	0.090	0.091	0.99	20.7° C	20.7° C
83	3 <sup>01</sup>	0.180	0.170	0.078	0.078	1.00	20.8°	20.7°
84	2 <sup>11</sup>	0.184	0.180	0.077	0.076	1.01	21.3°	21.2°
85	2 <sup>13</sup>	0.184	0.170	0.066	0.067	0.99	21.5°	21.6°
Mittel	—	—	—	—	—	1.00	21.1°	21.1°

Abb. 2. *Rhoeo*. Versuche mit hypertonischen Harnstoff- und Glycerinlösungen.Tabelle 8. *Rhoeo*. Versuche mit hypotonischen  $\text{KNO}_3$ -Lösungen.

Versuch	Versuchs- zeit St.	$C_{\text{KNO}_3}$	$C_{\text{I KNO}_3}$	$D_L$	$D_D$	$r$	$T_L$	$T_D$
229	22 <sup>10</sup>	0.130	0.130	0.022	0.022	1.00	20.4° C	20.4° C
230	23 <sup>22</sup>	0.130	0.125	0.012	0.012	1.00	20.4°	20.4°
232	23 <sup>25</sup>	0.105	0.095	0.018	0.020	0.90	21.2°	21.2°
233	16 <sup>20</sup>	0.117	0.116	0.008	0.008	1.00	20.4°	20.3°
234	17 <sup>30</sup>	0.117	0.110	0.007	0.007	1.00	20.4°	20.3°
235	27 <sup>15</sup>	0.115	0.115	0.025	0.026	0.96	20.8°	20.7°
236	28 <sup>23</sup>	0.115	0.110	0.027	0.026	1.04	20.8°	20.7°
237	23 <sup>26</sup>	0.135	0.135	0.032	0.029	1.10	21.6°	21.5°
238	23 <sup>26</sup>	0.135	0.130	0.018	0.019	0.95	21.6°	21.5°
Mittel	—	—	—	—	—	0.99	20.8°	20.8°

Abb. 2 bringt uns zwei Permeationskurven für Harnstoff und Glycerin, erhalten mit hypertonischen Lösungen nach dem Reihenverfahren. Jede Kurve repräsentiert den Mittelwert von zehn Versuchen. Auf der Ordinate der  $\omega$ -Wert, auf der Abszisse die Versuchszeit in Stunden. Die gestrichelte Kurve bezieht sich auf den Dunkelversuch, die ausgezogene auf den entsprechenden Licht-

versuch. Da meine Versuche mit *Elodea densa* (S. 66) zu erkennen gaben, dass die Permeabilität durch langen Aufenthalt des Versuchsobjektes im Dunkeln vergrößert werden kann, liess ich in diesen Versuchen sämtliche Schnitte über Nacht unter Belichtung in Wasser liegen und nicht wie früher die Lichtobjekte im Licht und die Dunkelobjekte im Dunkeln.

In den Tabellen 2-8 beträgt der Mittelwert der Verhältniszahlen praktisch genommen durchgehend 1.00; den höchsten Wert, 1.03, finden wir bei den Versuchen mit hypertonischen Harnstofflösungen, den kleinsten, 0.99, bei den Versuchen mit hypotonischen Kaliumnitratlösungen. Wir können also nicht sagen, dass dem Licht in diesen Versuchen eine die Durchlässigkeit wahrnehmbar beeinflussende Wirkung zugekommen wäre. Dasselbe lassen auch die Kurven in Abb. 2 erkennen. Die Licht- und Dunkelkurven laufen hier so nahe beieinander hin, dass man sie als Ausdruck einer gleich grossen Permeationsgeschwindigkeit ansehen muss.

*b. Versuche nach der Methode der isotonischen Koeffizienten.  
(Einfluss des diffusen Tageslichtes.)*

Da meine bisherigen Ergebnisse in deutlichem Widerspruch zu den von LEPESCHKIN mit *Rhoeo* nach der Methode der isotonischen Koeffizienten erzielten Resultaten standen, führte ich einige Versuche auch nach dieser Methode aus. Die ausführlichste Darstellung derselben fand ich in einer Arbeit LEPESCHKINS vom Jahre 1932 (b). Bei sonst möglichst genauer Befolgung seiner Arbeitsweise wich ich von dieser nur in solchen Punkten ab, wo mir ein anderes Vorgehen entschieden zweckmässiger schien. Dies betraf vor allen Dingen die Plasmolysezeiten.

Die Schnitte wurden in der früher (S. 21) geschilderten Weise hergestellt und durften in einem gemeinsamen Gefäss über Nacht bei Licht in Wasser liegen. Am folgenden Morgen erfolgte dann die Bestimmung des  $\text{KNO}_3$ -Wertes in einer Lösungsreihe, in welcher der Konzentrationsunterschied der aufeinanderfolgenden Glieder 0.01 GM betrug. Aus dem erhaltenen Wert berechnete ich den Rohrzuckerwert durch Multiplikation mit 1.64. Hiernach wurden sowohl aus Kaliumnitrat wie aus Rohrzucker Lösungsreihen mit von den

obigen Werten auf- und absteigender Konzentration hergestellt. Zur Anwendung gelangten dieselben Konzentrationsdifferenzen wie in den Versuchen LEPESCHKINS, also 0.002 GM für  $\text{KNO}_3$  und 0.004 GM für den Zucker. Auch jetzt wurden die Lösungen in die eingangs erwähnten Versuchsgefässe zu 26 ml gebracht und diese zur Verhinderung der Verdunstung luftdicht mit U-Glasscheiben verschlossen.

Zuerst fanden die Lichtversuche statt. Nach Einlegen der erforderlichen Schnitte in die  $\text{KNO}_3$ -Reihe stellte ich die übrigen ins Dunkle, wo sie wie bei LEPESCHKIN etwa zwei Stunden bis zum Beginn des Versuches liegen blieben. Nach Überführung der Schnitte in die  $\text{KNO}_3$ -Reihe verfolgte ich die Plasmolyse der Zellen, und als die maximale Plasmolyse erreicht war, übertrug ich den Schnitt, der den Plasmolysegrad  $\text{»}^{1/2}\text{»}$  aufwies, sofort in dasjenige Gefäss der Zuckerreihe, das nach meiner Schätzung dem erhaltenen  $\text{KNO}_3$ -Wert entsprach. Hier durfte der Schnitt genau eine Stunde liegen, um dann unter das Mikroskop zu kommen. Betrug jetzt der Plasmolysegrad  $\text{»}^{1/3-1/2}\text{»}$ ,  $\text{»}^{1/2}\text{»}$  oder  $\text{»}^{1/2-2/3}\text{»}$ , so liess ich den Schnitt noch weitere 30 Minuten in der gleichen Lösung liegen. War wiederum der Plasmolysegrad höher oder niedriger, so übertrug ich den Schnitt für 30 Minuten in eine schwächere bzw. stärkere Lösung und nahm hiernach eine erneute Prüfung vor. Das Objekt hatte dann also insgesamt 90 Minuten in den Rohrzuckerlösungen gelegen.

LEPESCHKIN (l. c., S. 571) lässt seine Schnitte 30 Minuten in der Rohrzuckerlösung liegen und prüft sie dann. Findet er den Plasmolysegrad nicht geeignet, so überträgt er den betr. Schnitt für 10 Minuten in eine stärkere oder schwächere Lösung. Als totales Zeitmass des Aufenthaltes in den Lösungen ergibt sich für die Schnitte hierdurch also 40–50 Minuten. Diese Zeiten sind zu kurz: in 40–50 Minuten hat die Plasmolyse ihre maximale Grösse noch nicht erreichen können und 10 Minuten sind zur endgültigen Änderung des Plasmolysegrades ungenügend.

Den Rohrzuckerwert habe ich auf folgende Weise bestimmt. Beim Plasmolysegrad  $\text{»}^{1/2}\text{»}$  ist natürlich die Konzentration der Ausenlösung gleich dem osmotischen Wert der Zelle. Wurde als Plasmolysegrad  $\text{»}^{1/3-1/2}\text{»}$  oder  $\text{»}^{1/2-2/3}\text{»}$  festgestellt, so wählte ich als Grenzwert einen um 0.002 GM, bei  $\text{»}^{1/3}\text{»}$  oder  $\text{»}^{2/3}\text{»}$  einen um 0.003 GM höheren oder niedrigeren Wert.



Tabelle 9. *Rhago*. Versuche mit  $\text{KNO}_3$  und Rohrzucker nach der Methode der isotonischen Koeffizienten.

Versuch	$C_z$		$C_{\text{erh.}}$		$C_{\text{ber.}}$		$\mu$		$r$		Isotonischer Koeffizient		$T_{\text{KNO}_3}$		$T_z$	
	Licht	Dunkel	Licht	Dunkel	Licht	Dunkel	Licht	Dunkel	Licht	Dunkel	Licht	Dunkel	Licht	Dunkel	Licht	Dunkel
86	0,196	0,202	0,194	0,129	0,109	0,113	0,12	0,12	1,00	1,58	1,57	1,57	18,2° C	18,0° C	18,3° C	18,0° C
87	0,248	0,236	0,192	0,154	0,136	0,135	0,11	0,11	1,00	1,57	1,56	1,56	18,0°	17,5°	18,3°	18,0°
90	0,290	0,188	0,121	0,122	0,111	0,101	0,09	0,15	0,60	1,64	1,54	1,64	16,0°	16,1°	15,4°	15,9°
91	0,200	0,186	0,123	0,123	0,112	0,103	0,09	0,15	0,60	1,63	1,54	1,63	16,0°	16,1°	15,4°	15,9°
92	0,211	0,216	0,111	0,111	0,121	0,122	0,11	0,15	0,83	1,52	1,50	1,52	16,1°	15,9°	16,3°	15,8°
93	0,172	0,170	0,116	0,110	0,094	0,094	0,11	0,13	1,08	1,56	1,55	1,56	16,2°	15,7°	16,2°	15,7°
95	0,172	0,186	0,109	0,115	0,091	0,101	0,11	0,11	1,27	1,59	1,62	1,59	16,2°	15,7°	16,2°	15,7°
96	0,170	0,168	0,104	0,104	0,093	0,092	0,11	0,11	1,00	1,64	1,62	1,64	16,8°	16,9°	17,2°	16,9°
97	0,188	0,168	0,102	0,102	0,092	0,092	0,10	0,10	1,00	1,65	1,65	1,65	16,8°	16,9°	17,2°	16,9°
98	0,196	0,195	0,122	0,121	0,109	0,109	0,11	0,10	1,10	1,61	1,61	1,61	15,3°	14,8°	15,7°	15,5°
99	0,198	0,198	0,122	0,121	0,110	0,110	0,10	0,09	1,11	1,62	1,62	1,62	15,2°	14,8°	15,7°	15,5°
Mittel	—	—	—	—	—	—	0,10	0,09	0,57	1,60	1,59	1,60	16,4°	16,2°	16,5°	16,3°

Die Licht- und Dunkelversuche wurden in demselben Raum ausgeführt, die zuerst gemachten Lichtversuche vor dem Fenster bei einfallendem diffusem Tageslicht (nicht bei Sonnenschein). Für die unmittelbar darauffolgenden Dunkelversuche liess sich der Raum durch Vorziehen der dicken schwarzen Rollgardine verdunkeln. Zum Mikroskopieren genügte schwaches, durch Kaliumbichromatlösung gesandtes Licht. Gleich nach der Bestimmung der Grenzwerte wurde die Temperatur der Lösungen mit der Genauigkeit von  $0.1^{\circ}\text{C}$  gemessen.

Die Ergebnisse der Versuche sind in der umstehenden Tab. 9 zusammengestellt.  $T_{\text{KNO}_3}$  und  $T_z$  bezeichnen die Temperaturen der  $\text{KNO}_3$ - und Rohrzuckerlösungen nach Bestimmungen sowohl im Licht als im Dunkeln,  $C_z$  die erhaltenen Rohrzuckerwerte,  $C_{\text{erh.}}$  die erhaltenen und  $C_{\text{ber.}}$  die den betr. Rohrzuckerwerten entsprechenden, nach der Gefrierpunktserniedrigung (LANDOLT-BÖRNSTEIN) berechneten  $\text{KNO}_3$ -Werte. Das Verhältnis  $\frac{\mu_{\text{Licht}}}{\mu_{\text{Dunkel}}}$  trägt die Bezeichnung  $r$ . Die Werte für  $\mu$  sind berechnet aus der Formel

$$\mu = 1 - \frac{C_{\text{ber.}}}{C_{\text{erh.}}}$$

Ferner enthält die Tabelle noch die im Licht und im Dunkeln bestimmten isotonischen Koeffizienten.

Die Tabelle bestätigt meine Ergebnisse von vorhin. Betrachten wir die  $\mu$ -Kolumnen, so bemerken wir, dass, abgesehen von den Versuchen 90 und 91, die in bezug auf das gegenseitige Verhältnis der  $\mu$ -Werte von den übrigen Versuchen erheblich abweichen, diese in den Licht- und Dunkelversuchen ungefähr gleich sind. Der Mittelwert des für sämtliche Versuche berechneten Verhältnisses der Werte für  $\mu$  im Licht und im Dunkeln beträgt 0.97, unter Ausschluss der Versuche 90 und 91 1.05. Der Mittelwert für  $\mu$  ist in den Lichtversuchen 0.11 und in den Dunkelversuchen 0.12, unter Ausschluss der Versuche 90 und 91 0.12 bzw. 0.11. Keine von diesen Zahlen sprechen für eine verschiedene Permeation im Licht und im Dunkeln. Auch die isotonischen Koeffizienten sind sich in beiden Versuchsverhältnissen ohne grössere Abweichungen gleich. Meine nach der Methode der isotonischen Koeffizienten erhaltenen Resultate zeigen zugleich, dass sich diese Methode gerade zur Feststellung von Permeabilitäts-

änderungen vorzüglich eignet, obwohl wegen unerwartet auftretender Abweichungen in den Resultaten (z. B. Versuche 90 und 91) Versuche in recht grosser Zahl auszuführen sind.

*c. Einfluss des direkten Sonnenlichtes.*

Auf Grund der bisherigen Versuche kann man sagen, dass wenigstens das Licht einer in 41 cm Entfernung von den Versuchsobjekten aufgehängten Osram-Nitra-Glühlampe zu 300 Watt nicht merkbar auf die Permeabilität der untersuchten *Rhoeo*-Zellen einzuwirken vermag und ebenso wenig das diffuse Tageslicht. Hiermit ist aber nicht der Beweis erbracht, dem Licht gehe überhaupt jede Einwirkung auf die Permeabilität ab. Die Sache kann sich ja noch ändern, wenn man die Versuche direkt im Sonnenlicht ausführt.

Um hierüber Aufschluss zu erhalten, führte ich einige Versuche mit *Rhoeo* in direktem Sonnenlicht auf dem Balkon des Botanischen Instituts und zwar um 12–15 Uhr aus. Als Versuchslösungen wählte ich hypotonische Glyzerin- und Methylharnstofflösungen an. Sämtliche Schnitte wurden über Nacht bei Licht gewässert und lagen in demselben Gefäss. Um zu erfahren, ob der osmotische Wert der Zellen durch das Sonnenlicht beeinflusst wird, hielt ich in den Versuchen einige Schnitte neben den anderen Versuchsgefässen in gewöhnlichem Leitungswasser im Licht und im Dunkeln und bestimmte nach Beendigung des Versuches von neuem ihren osmotischen Wert. Dieser hatte sich weder im Licht noch im Dunkeln verändert.

Die Ergebnisse sind in den Tabellen 10–12 zusammengestellt. Die Versuche der Tabelle 10 wurden am 10.–11. VI. 1936 ausgeführt. Es ergaben sich deutliche Unterschiede zwischen den Licht- und Dunkelversuchen. Das Verhältnis  $D_L : D_D = r$  schwankt zwischen 1.07 und 1.16 um einen Mittelwert von 1.12 herum. In diesem Falle scheint das Licht die Permeabilität vergrössert zu haben, wenn auch nur verhältnismässig wenig. Die Versuche der Tabellen 11 und 12 wurden in der Zeit 18.–21. VIII. desselben Sommers ausgeführt. Wir stellen fest, dass der Mittelwert der Verhältniszahlen jetzt viel niedriger, nur bei 1.04 liegt. Es scheint somit etwas unsicher, ob auch in diesem Falle dem Lichte eine Einwirkung auf die Permeabilität zugesprochen werden kann. In einigen Versuchen beträgt das Ver-

hältnis 1.00, in den meisten ist es aber grösser. Wenn wir noch in Betracht ziehen, dass die Temperatur im Dunkeln in der Regel höher gelegen hat als im Licht, so dürfen wir wohl annehmen, dass das Licht auch jetzt, wenn auch nur äusserst schwach,

Tabelle 10. *Rhoeo*. Vorsommer. Versuche mit hypotonischen Glycerinlösungen bei Sonnenlicht.

Versuch	Versuchs- zeit St.	$C$	$C_1$	$D_L$	$D_D$	$r$	$T_L$	$T_D$
500	1 <sup>30</sup>	0.190	0.200	0.205	0.185	1.11	24.6° C	24.7° C
501	1 <sup>30</sup>	0.190	0.200	0.213	0.200	1.07	25.1°	25.0°
502	2 <sup>00</sup>	0.190	0.200	0.260	0.225	1.16	25.7°	25.9°
503	2 <sup>15</sup>	0.190	0.200	0.265	0.248	1.07	26.2°	26.4°
504	1 <sup>45</sup>	0.200	0.200	0.190	0.173	1.10	23.2°	23.5°
505	1 <sup>45</sup>	0.200	0.200	0.195	0.175	1.11	24.0°	24.2°
506	2 <sup>15</sup>	0.200	0.200	0.220	0.190	1.16	24.8°	25.2°
507	2 <sup>15</sup>	0.200	0.200	0.235	0.205	1.15	24.8°	25.2°
Mittel	—	—	—	—	—	1.12	24.8°	25.0°

Tabelle 11. *Rhoeo*. Spätsommer. Versuche mit hypotonischen Glycerinlösungen bei Sonnenlicht.

Versuch	Versuchs- zeit St.	$C$	$C_1$	$D_L$	$D_D$	$r$	$T_L$	$T_D$
648	1 <sup>40</sup>	0.190	0.200	0.225	0.220	1.02	23.7° C	23.7° C
649	1 <sup>50</sup>	0.190	0.200	0.240	0.230	1.01	24.0°	24.2°
650	1 <sup>40</sup>	0.190	0.200	0.215	0.215	1.00	24.0°	24.2°
651	1 <sup>30</sup>	0.190	0.200	0.215	0.205	1.05	24.5°	24.8°
652	1 <sup>30</sup>	0.190	0.200	0.215	0.205	1.05	24.5°	24.8°
653	1 <sup>40</sup>	0.190	0.200	0.210	0.200	1.05	24.5°	24.8°
654	1 <sup>40</sup>	0.190	0.200	0.215	0.215	1.00	24.7°	24.9
671	1 <sup>40</sup>	0.190	0.200	0.215	0.205	1.05	23.7°	24.0°
672	1 <sup>40</sup>	0.190	0.200	0.205	0.200	1.03	23.7°	24.0
673	2 <sup>00</sup>	0.190	0.200	0.235	0.225	1.05	24.3°	24.5°
674	2 <sup>10</sup>	0.190	0.200	0.245	0.235	1.04	24.3°	24.5°
675	1 <sup>40</sup>	0.200	0.200	0.220	0.220	1.00	23.7°	24.0
676	1 <sup>40</sup>	0.200	0.200	0.220	0.210	1.05	23.7°	24.0°
677	2 <sup>00</sup>	0.200	0.200	0.235	0.225	1.05	24.3°	24.5°
678	2 <sup>10</sup>	0.200	0.200	0.240	0.225	1.07	24.3°	24.5°
Mittel	—	—	—	—	—	1.04	24.1°	24.4°



Tabelle 12. *Rhoeo*. Spätsommer. Versuche mit hypotonischen Methylharnstofflösungen bei Sonnenlicht.

Versuch	Versuchs- zeit St.	C	C <sub>1</sub>	D <sub>L</sub>	D <sub>D</sub>	r	T <sub>L</sub>	T <sub>D</sub>
655	1 <sup>45</sup>	0.200	0.200	0.130	0.123	1.04	24.8° C	25.0° C
656	2 <sup>00</sup>	0.200	0.200	0.170	0.170	1.00	24.9°	25.1°
657	1 <sup>30</sup>	0.200	0.200	0.145	0.140	1.04	25.1°	25.2°
658	2 <sup>20</sup>	0.200	0.200	0.185	0.175	1.06	25.3°	25.6°
659	1 <sup>45</sup>	0.190	0.200	0.225	0.225	1.00	24.8°	25.0°
660	2 <sup>00</sup>	0.190	0.200	0.250	0.235	1.06	24.9°	25.0°
661	1 <sup>30</sup>	0.190	0.200	0.250	0.240	1.04	25.1°	25.2°
662	2 <sup>20</sup>	0.190	0.200	0.255	0.255	1.00	25.3°	25.6°
663	1 <sup>30</sup>	0.180	0.200	0.150	0.150	1.00	24.7°	25.0°
664	2 <sup>10</sup>	0.180	0.200	0.165	0.155	1.07	25.0°	25.3°
665	1 <sup>45</sup>	0.180	0.200	0.155	0.150	1.03	25.1°	25.3°
666	1 <sup>15</sup>	0.150	0.200	0.165	0.155	1.07	25.1°	25.4°
667	1 <sup>40</sup>	0.190	0.200	0.135	0.135	1.00	24.7°	25.0°
668	2 <sup>10</sup>	0.190	0.200	0.145	0.135	1.07	25.0°	25.3°
669	1 <sup>30</sup>	0.190	0.200	0.145	0.140	1.04	25.1°	25.3°
670	2 <sup>20</sup>	0.190	0.200	0.155	0.145	1.07	25.1°	25.4°
Mittel	—	—	—	—	—	1.04	25.0°	25.2°

fördernd auf die Permeation eingewirkt hat. Der Umstand, dass diese Einwirkung im Vorsommer stärker ist als im Spätsommer, dürfte am ehesten dadurch zu erklären sein, dass die Gesamtenergie des Sonnenlichtes in Helsinki im Vorsommer bis zweimal so gross sein kann wie gegen Ende des Sommers (LUNELUND 1933).

## 2. VERSUCHE MIT ELODEA DENSA.

### A. METHODIK.

#### a. Das Versuchsobjekt.

*Elodea densa* stand mir das ganze Jahr hindurch in den Gewächshäusern des Botanischen Instituts zur Verfügung. Die für die Versuche gebrauchten Sprosse waren kräftig, 50–100 cm lang und trugen 100–200 Blattquirle zu je 4–8 Blättern. Die Blattform war zweierlei. Bei manchen Sprossen waren die Blätter wie bei Wintersprossen breit, kurz und kräftig nach unten gebogen, bei den anderen wieder länger (etwa 2.5–3.5 cm), 5–6 mm breit und völlig

gerade. Die Versuche wurden mit letzteren ausgeführt, da diese namentlich wegen ihrer Geradheit bequemer zu handhaben waren.

Es leuchtet ein, dass sich die Pflanze auch im Gewächshaus nicht das ganze Jahr hindurch in einem gleichmässigen Zustand befinden konnte. Die etwa fünf Monate lange dunkle Winterperiode blieb auch auf sie nicht ohne Wirkung. In ihrer besten Lebenskraft befanden sich die Sprosse in den Monaten Mai bis November. Im Dezember begann die grüne Farbe der Blätter allmählich abzublassen, und im Februar trat sogar eine schwach braune Färbung ein. So hielt es bis zum März an, als die Tage wieder länger wurden und die Pflanze wieder mehr Licht erhielt. März und April waren indes die einzigen Monate, während welcher die Pflanze nicht zu den Versuchen taugte. Zu dieser Zeit setzte nämlich ein starkes Wachstum der Sprosse ein, und der osmotische Wert der Zellen schwankte jetzt mehr als sonst. Schon die verschiedenen Zellen ein und desselben Blattes konnten in dieser Hinsicht so grosse Unterschiede aufweisen, dass jeder Versuch nutzlos gewesen wäre. Gegen Ende April trat ein allmählicher Ausgleich der Werte ein, und im Mai war die Pflanze wieder ganz »versuchsbereit«.

GAHLEN (1934) gibt an, dass sich die Permeabilität bei *Elodea* mit den Jahreszeiten ändert. Als Beweis für eine solche Einwirkung führt sie (l. c., S. 352) an, dass die Erreichung der maximalen Plasmolyse in Rohrzucker im Mai 47 Minuten und im Oktober nicht weniger als 292 Minuten erfordert. Ähnliche Beobachtungen habe ich nicht gemacht. In meinen in der Zeit Oktober–März ausgeführten Versuchen variierten die Werte stets nur zwischen 90 und 120 Minuten.

Es wurden stets die Zellen der Oberseite des Blattes mikroskopisch untersucht, da sie hier grösser sind als auf der Blattunterseite. Die Wahl des Prüfungsfeldes war sehr wichtig deshalb, weil der osmotische Wert der Zellen und auch die Permeabilität (MODER 1932; GAHLEN 1934; STRUGGER 1935) in den verschiedenen Teilen des Blattes durchaus nicht gleich sind. Bezgl. des osmotischen Wertes gibt WALTER (1929, S. 136) an, er sei am Blattgrunde niedriger als in der Blattspitze. Zum gleichen Ergebnis gelangt auch MODER (1932, S. 13) in ihren genauen Untersuchungen. Nach ihr ist der osmotische Wert im Mittelnerv sowie in den jüngsten Zellen des Blattes, also gerade am Blattgrunde am niedrigsten, steigt aber gleichmässig gegen die Spitze zu, um dort sein Maximum zu erreichen. Dasselbe wird auch von GAHLEN (1934, S. 354) behauptet. Als einziger vertritt eine abweichende Ansicht COLLINS (1931, S. 551), nach welchem es sich bei *Elodea* gerade umgekehrt verhält. Auf Grund meiner eigenen Beobachtungen möchte ich mich auf den erstgenannten Standpunkt stellen. Bei der Bestimmung der Rohrzuckerwerte der Blätter konstatierte ich nämlich am Blattgrunde eine viel stärkere Plasmolyse als in den übrigen Teilen des Blattes, und in solchen Lösungen, die im mittleren und apikalen Teil des Blattes keine Plasmolyse hervorriefen, war diese am Blattgrunde deutlich zu beobachten.

Aus den oben erörterten Gründen wählte ich nun stets die gleiche Stelle des Blattes zur Prüfung, und zwar untersuchte ich die Zellen beiderseits des Mittelnervs im mittleren Teil der Blattspreite, jedoch unter Auslassung von

ein paar dem Mittelnerv am nächsten gelegenen sowie den 4–5 äussersten Zellreihen des Blattrandes, da hier oft Anomalien auftraten (Abb. 3). An den so untersuchten Stellen waren die osmotischen Werte der Zellen jedesmal recht gleichmässig.

Nekrotische Zellen (MODER 1932, S. 42) konnte man insbesondere an älteren Blättern oft beobachten. Wie MODER (l. c., S. 45) erwähnt, unterscheiden sich diese umgebenden, lebenden amphinekrotischen Zellen hinsichtlich ihrer Permeabilität von den übrigen. Wenn solche bei meinen Objekten vorkamen, liess ich sie natürlich unberücksichtigt. Eine Störung der Ergebnisse durch die nekrotischen Zellen kam nicht in Betracht, da in jedem Blatt ihrer nur eine oder höchstens ein paar vorgefunden wurden.



Abb. 3. Blatt von *Elodea* (schematisiert). Die Beobachtungsfelder schwarz gezeichnet.

Systrophe (KÜSTER 1929, S. 72–79; GERM 1931 und 1932; MODER 1932, S. 19) war bei *Elodea* eine gewöhnliche, ja regelmässig wiederkehrende Erscheinung. Entgegen MODER, die hierin (l. c., S. 25) eine pathologische Erscheinung sieht, bin ich bereit, mich HÖFLER & STIEGLER (1930) anzuschliessen, nach deren Ansicht die Systrophe »als Kennzeichen für die Intaktheit der Protoplasten bei plasmolytischen Versuchen so vorzügliche Dienste leistet« (l. c., S. 477).

#### b. Die Behandlung der Blätter.

Da sich die verschieden alten Blätter ein und desselben *Elodea*-Individuums sowohl in bezug auf ihren osmotischen Wert wie auch hinsichtlich ihrer Permeabilität voneinander unterscheiden (COLLINS 1931, S. 551; GAHLEN 1934, S. 349; MARKLUND 1936, S. 30–), wählte ich zu meinen Versuchen nie junge Blätter, sondern schnitt von der Spitze des Sprosses stets ein 10–15 cm langes Stück ab. Da sich aber auch die ältesten Blätter nicht zu den Versuchen eigneten, erfolgte die gleiche Prozedur auch mit der Sprossbasis. Es blieb so ein 60–80 cm langes Sprosstück übrig, das Blätter von genügend gleichmässiger Qualität trug. In den für jedes Versuchspaar (also ein Lichtversuch nebst dem entsprechenden Dunkelversuch) erforderlichen 40–50 Blättern, also etwa 10 Blattquirlen, war der osmotische Wert praktisch gleich.

Nach Abtragen der Sprossspitze und -basis spülte ich den Versuchsspross möglichst rein und legte ihn dann in einen Glaszylinder mit 10–15 l Leitungswasser. Die für einen Versuch vorgesehenen Blätter wurden am vorhergehenden Tage mit der Pinzette vorsichtig vom Spross abgetrennt und in eine Petrischale mit Leitungswasser gebracht, wo sie 18–20 Stunden bis zum Beginn des Versuches liegen durften. Die Blätter stammten stets von benachbarten Quirlen, also möglichst von demselben Sprossabschnitt. Die Blätter wurden jeden zweiten Tag der Spitze und jeden zweiten Tag der Basis des Sprosses entnommen, um den Verdacht zu beseitigen, dass die in den Ergebnissen auftretenden Regelmässigkeiten ihre Ursache in einer eventuellen polaren Abstufung der Permeabilität hätten. Die Blätter lagen in der Petrischale durcheinander und wurden dann aus dieser für die Licht- und Dunkelversuche in die eigentlichen Versuchsgefässe übertragen.

Der Grund dazu, warum ich die Blätter von ihrem Mutterspross abgetrennt im Wasser hielt, lag in der Feststellung, dass sich ihr osmotischer Wert hierbei verändern kann. Eine Bestimmung des Rohrzuckerwertes unmittelbar nach dem Abtrennen ergab nämlich 0.288 GM, nach 23stündigem Liegen im Licht und im Dunkeln aber 0.300 bzw. 0.300 GM, nach 46 Stunden 0.302 bzw. 0.300 GM. Der osmotische Wert war also gestiegen, und zwar hauptsächlich schon während der ersten 23 Stunden. Die Änderung des osmotischen Wertes nach dieser Zeit kann dagegen schon von anderen Umständen, wie z. B. von der Assimilation im Licht und der Dissimilation im Dunkeln herrühren. Eine Änderung des osmotischen Wertes hat auch GAHLEN (1934, S. 356) beobachtet und sie erklärt die Erscheinung damit, dass die Stärke in osmotisch wirksame Substanzen, die aus den abgetrennten Blättern nicht abgeleitet werden können, verwandelt wird.

Sämtliche Versuchsblätter lagen in der gleichen Petrischale im Licht, also nicht etwa so, dass die Blätter der Dunkelversuche im Dunkeln gestanden hätten, die der Lichtversuche im Licht, weil sowohl der osmotische Wert wie auch die Permeabilität je nachdem einer Änderung unterlagen, ob die Blätter vor den Versuchen im Licht oder im Dunkeln gestanden hatten. (Über die Veränderung der Permeabilität s. weiter unten S. 66.) Bezüglich des osmotischen Wertes habe ich Veränderungen folgender Art durch Einwirkung von Licht bzw. Dunkelheit festgestellt:

Versuche 279–291. 19. XI.–3. XII. 1935. *Elodea*. Am 18. XI. ein Spross dem Aquarium entnommen und in Wasser und Licht gestellt. Täglich nach 18–20stündigem Wässern wurde an einigen Blättern der Rohrzuckerwert ( $C_L$ ) bestimmt. Am 26. XI. wurde der Spross ins Dunkle gebracht, wonach wieder die Rohrzuckerwerte ( $C_D$ ) bestimmt wurden.

Zeit der Licht- oder Dunkelbehandlung der Blätter in Stunden							
	20	44	68	92	116	140	164
$C_L$	0.390	0.410	0.420	0.430	0.440	0.440	0.440
$C_D$	0.430	0.390	0.350	0.330	—	0.300	0.300

Wir sehen also, dass durch langes Liegen der Versuchspflanzen im Licht oder im Dunkeln der Rohrzuckerwert eine beträchtliche Veränderung erleidet. Die Ursache hierzu ist wahrscheinlich die Assimilation im Licht und die Dissimilation im Dunkeln. Bei Betrachtung der Ergebnisse scheint es, als beständen hier Höchst- und Mindestgrenzen für die Veränderung des osmotischen Wertes der Zellen. Im Licht tritt während der letzten 48 Stunden keine Erhöhung des osmotischen Wertes mehr ein, und auch im Dunkeln sind die zwei letzten Werte unter sich gleich. Es sei erwähnt, dass die Blätter am 3. XII. schon geschwächt aussahen.

Nach der 18–20stündigen Wässerung der abgetrennten Blätter erfolgte die Herstellung der Versuchslösungen in derselben Weise wie in den Versuchen mit *Rhoeo*. Auch die Versuchsgefässe und die übrige Apparatur waren dieselben. Damit die Blätter in den Lichtversuchen sich nicht bedeckten, plazierte ich sie in die Versuchsgefässe nebeneinander mit der Oberseite nach oben und fixierte sie auf dem Boden des Gefässes durch Auflegen einer dünnen Glaskapillare, doch nicht so, dass die zu untersuchende Stelle der Blätter von dieser bedeckt wurde. Diese Massnahme war notwendig auch deshalb, weil sonst die bei der Assimilation im Lichte (die gleiche Beleuchtungsanordnung wie vorhin: Osram-Nitra-Glühlampe zu 300 Watt, aufgehängt in 41 cm Entfernung von den Versuchsobjekten) entstandenen Gasblasen die Blätter an die Oberfläche getrieben und diese sich dort seitlich umgelegt hätten.

### c. Die Lösungen und die Ausführung der Versuche. Die Fehler.

Mit *Elodea* untersuchte ich die Permeation von Glycerin, Harnstoff, Methylharnstoff, Malonamid und Kaliumnitrat, die auf meine Versuchspflanze ebensowenig wie auf *Rhoeo* schädigend einwirkten. Dies liess sich in der gleichen Weise wie bei *Rhoeo*, also durch eine 2–5 Stunden nach Beendigung des Versuches vorgenommene Plasmolyse in hypertonischer  $\text{KNO}_3$ -Lösung nachweisen. Die Plasmolyse fiel stets schön aus.

Die Lösungen wurden auch jetzt unter Benutzung von Leitungswasser als Lösungsmittel hergestellt, und zwar ganz wie in den Versuchen mit *Rhoeo*.

Bei den Versuchen kamen sowohl hypo- als hypertonische Lösungen zur Anwendung. Mit letzteren wurden Versuche sowohl nach dem »Total«- wie nach dem Partialdruckverfahren unternommen. Letzteres Verfahren wurde notwendig, wenn ich mich solcher Lösungen bedienen wollte, deren Konzentration dem  $\omega$ -Wert von 0.4 oder weniger entsprach. Die Lösungen erhielten dann einen abgestuften Rohrzuckerzusatz.



Da mit Rohrzucker die maximale Plasmolyse erst  $1\frac{1}{2}$ –2 Stunden nach dem Einlegen der Zellen in die Lösung erreicht wird, was zum grossen Teil davon herrühren dürfte, dass der Rohrzucker relativ langsam durch die Zellwand diffundiert, hielt ich die Blätter, die mir bei den Versuchen nach dem Partialdruckverfahren dienen sollten, 2 Stunden vor Beginn des Versuches in einer Rohrzuckerlösung von einer dem Rohrzuckergehalt der Versuchslösungen entsprechenden Konzentration. Hiermit wurde bezweckt, dass die Zellen in den Versuchslösungen den maximalen Grad der Plasmolyse unabhängig vom Rohrzucker erreichen sollten.

Bei *Elodea* bestimmte ich den Plasmolysegrad nach der gleichen Skala wie bei *Rhoeo*. Auch die Ausführungsweise der Versuche war die gleiche. Als ich mit hypotonischen Lösungen arbeitete, brachte ich also die Blätter in Lösungen, die keine Plasmolyse hervorriefen, liess sie dort so lange liegen, bis die Aussenlösung bis etwa zur Hälfte ihrer Konzentration in die Zellen eingedrungen war, mass dann die Temperaturen der Lösungen und bestimmte die plasmolytischen Grenzkonzentrationen der Zellen in Lösungen desselben Stoffes, mit welchem der betr. Versuch vorgenommen worden war. Die Bestimmung der Grenzkonzentrationen fand durch Verfolgung der Plasmolyse bis zu ihrem Maximum und Notierung des Grenzwertes statt, und zwar wie bei *Rhoeo* im schwachen Licht einer Tischlampe. Nach Abzug des ursprünglichen osmotischen Wertes der Zellen erfolgte sodann ein Vergleich der so erhaltenen Werte und die Berechnung des Verhältnisses  $r = D_L : D_D$ .

Beim Arbeiten mit hypertonischen Lösungen war die Methode des Reihenverfahrens dieselbe wie bei den Versuchen mit *Rhoeo*. Die Blätter durften in hypertonischen Lösungen im Licht und im Dunkeln liegen, und zugleich wurde in bestimmten Zeitabständen die temporäre Änderung der plasmolytischen Grenzkonzentration verfolgt. Da dies im allgemeinen  $\frac{1}{2}$ , 1, 2, 4 und 8 Stunden nach Beginn des Versuches geschah, wurden zuerst die Dunkelversuche und nach 4 Stunden dann die Lichtversuche in Gang gesetzt. In dieser Weise wurden die Dunkelblätter während der Versuche gar nicht dem Licht ausgesetzt. Die mikroskopische Prüfung der Lichtblätter wurde bei Licht, die der Dunkelblätter in möglichst gedämpftem Licht ausgeführt. Die Ergebnisse wurden wie bei *Rhoeo* in Permeationskurven zusammengefasst und diese miteinander verglichen.

Die Versuche nach dem Partialdruckverfahren wurden dem Punktverfahren gemäss ausgeführt, die Lösungen den  $\omega$ -Werten 0.4, 0.3, 0.2, 0.1 und 0.0 entsprechend hergestellt und der Zeitpunkt des erreichten Plasmolysegrades » $\frac{1}{2}$ » bestimmt. Wie vorher wurden die Lichtobjekte im Licht, die Dunkelobjekte in ganz schwachem Licht mikroskopisch geprüft. Die Ergebnisse wurden auch jetzt in Permeationskurven zusammengefasst. – Die mikroskopische Prüfung geschah mit Leitz Objektiv 7 a und Okular 1, also bei 335facher Vergrösserung.

Trotz grösster Bemühungen gelang es nicht völlig, die Temperaturen im Licht und im Dunkeln auf gleicher Höhe zu erhalten. Meistens war ein kleiner Unterschied entweder zugunsten der Licht- oder der Dunkelversuche zu konstatieren, gewöhnlich 0.1–0.3°C, mitunter bis 0.5°C. Um zu erfahren, ein wie grosser Fehler durch diesen Temperaturunterschied eventuell verursacht werden konnte, unternahm ich mit *Elodea* einige Versuche in hypotonischen Glyzerinlösungen und bei verschiedenen Temperaturen. Als Temperaturunterschied wählte ich 2.0°C.

Die Versuche gelangten in zwei 10 cm hohen und 3.5 cm weiten Glaszylindern zur Ausführung. Sie wurden in einem Kasten aus Holz von den Massen 18×18×35 cm vollständig in Watte eingepackt, so dass auch ihr oberer Rand von einer 1–2 cm dicken Watteschicht bedeckt wurde. Um die Zylinder wickelte ich schwarzes Papier und verschloss sie dann mit einem Pfropfen, durch welchen dicht schliessend ein mit der Genauigkeit von 0.1°C abzulesendes Thermometer in die Lösung hineinragte.

Zuerst stellte ich in den Kasten zwei »blinde« Zylinder der oben beschriebenen Art, der eine zimmerwarmes Wasser, der andere um 2.0°C wärmeres Wasser enthaltend. Diese durften nun im Kasten so lange stehen, bis sich ihre Temperaturen infolge der Erwärmung der Watte annähernd konstant einstellten. Nun wurden die Ersatzzylinder aus dem Kasten gehoben und an ihre Stelle die eigentlichen Versuchszylinder gebracht, enthaltend zimmerwarme bzw. um 2.0°C wärmere, hypotonische Glyzerinlösung nebst den zu untersuchenden *Elodea*-Blättern. Die Temperaturen las ich sorgfältig an den Thermometern ab. Gleich wenn die Temperatur im wärmeren Versuchsgefäss zu sinken begann, gab ich etwas übererwärmte Glyzerinlösung von gleicher Konzentration zu. Dies wurde etwa jede

halbe Stunde notwendig. Hierdurch konnte der Temperaturunterschied von  $2.0^{\circ}\text{C}$  mit der Genauigkeit von  $0.1^{\circ}\text{C}$  innegehalten werden. Nach dem Verlauf von 3 Stunden erfolgte dann die Bestimmung der Grenzkonzentrationen.

Tab. 13 bringt die Ergebnisse. Während bei Zimmertemperatur ( $a^{\circ}\text{C}$ ) durchschnittlich 0.356 GM Glycerin permeiert war, betrug die entsprechende Menge in der wärmeren Lösung ( $a^{\circ} + 2.0^{\circ}\text{C}$ ) 0.362 GM. Das Verhältnis der permeierten Stoffmengen beläuft sich zugunsten der höheren Temperatur auf 1.02.

Tabelle 13. *Elodea*. Versuche mit hypotonischen Glycerinlösungen bei einem Temperaturunterschied von  $2.0^{\circ}\text{C}$ .

Versuch	$D_{a^{\circ}}$	$D_{a^{\circ} + 2.0^{\circ}}$
489	0.390	0.395
490	0.385	0.390
491	0.390	0.390
492	0.380	0.390
493	0.385	0.340
494	0.330	0.335
495	0.320	0.320
496	0.320	0.333
Mittel	0.356	0.362

Wir können also sagen, dass der Temperaturunterschied von  $2.0^{\circ}\text{C}$  eine geringe, kaum sicher erkennbare Steigerung der Permeationsgeschwindigkeit hervorgerufen hat. Das bedeutet, dass diejenigen Temperaturunterschiede, gewöhnlich  $0.1\text{--}0.3^{\circ}\text{C}$ , die sich bei den Versuchen im Licht und im Dunkeln bemerkbar gemacht haben, praktisch zu keinen Fehlern führen konnten.

Es besteht zwar die Möglichkeit, dass im Lichte die Temperatur der Blätter etwas höher ist als die der umgebenden Lösung, doch dürfte dieser Unterschied so minimal sein, dass er als Fehlerquelle wohl nicht in Betracht kommt.

In bezug auf andere Fehlermöglichkeiten verweise ich auf das schon vorhin (S. 29) bei *Rhoeo* Gesagte.

## B. DIE VERSUCHSERGEBNISSE.

### a. Einfluss des weissen Lichtes.

In Tab. 14 und 15 finden wir die Ergebnisse der mit hypotonischen Harnstoff- und Glycerinlösungen ausgeführten Versuche zusammengestellt. Die Versuchszeit gibt an, wie lange sich die Blätter sowohl in den hypotonischen als den hypertotonischen Lösungen, in den letzteren also zur Bestimmung des plasmolytischen Grenzwertes befunden haben.  $T_L$  und  $T_D$  sind die Temperaturen der Versuchslösungen im Licht und im Dunkeln,  $C$  der ursprüngliche osmotische Wert der Zellen,  $C_1$  die Konzentration der Aussenlösungen, ausgedrückt in GM.  $D_L$  und  $D_D$  bezeichnen den Unterschied der gefundenen Grenzwerte und der ursprünglichen osmotischen Werte der Zellen im Licht bzw. im Dunkeln: sie geben also annähernd an, wie viel Harnstoff bzw. Glycerin während des Versuches in die Zellen eingedrungen ist.  $r$  ist das Verhältnis  $D_L : D_D$ .

Wir stellen fest, dass kein Zweifel darüber bestehen kann, dass die Permeationsgeschwindigkeit bei *Elodea* schon im künstlichen Licht grösser als im Dunkeln ist. Für den Harnstoff ergibt sich als mittleres Verhältnis  $r = 1.19$  und für das Glycerin  $r = 1.33$ , beide Werte liegen also beträchtlich über 1.00.

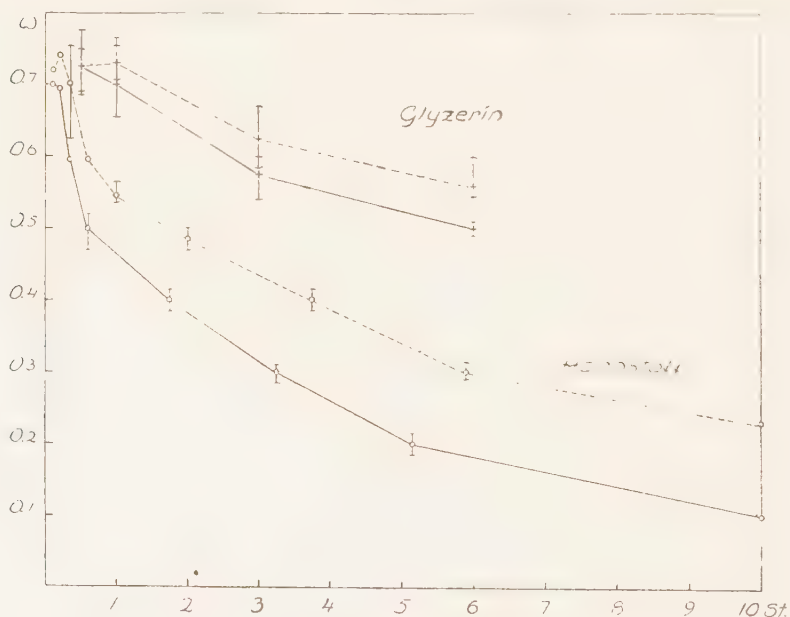
Tabelle 14. *Elodea*. Versuche mit hypotonischen Harnstofflösungen.

Versuch	Versuchs- zeit St.	$C$	$C_1$	$D_L$	$D_D$	$r$	$T_L$	$T_D$
293	1 <sup>00</sup>	0.370	0.380	0.255	0.210	1.21	19.6° C	19.5° C
294	1 <sup>00</sup>	0.370	0.350	0.245	0.205	1.20	19.6°	19.5°
295	(1 <sup>50</sup> )	0.370	0.360	0.210	0.160	1.31	19.6°	19.5°
296	1 <sup>00</sup>	0.390	0.380	0.380	0.310	1.23	20.5°	20.5°
297	1 <sup>00</sup>	0.390	0.370	0.360	0.300	1.20	20.5°	20.5°
298	(1 <sup>50</sup> )	0.390	0.380	0.350	0.320	1.09	20.7°	20.6°
299	(1 <sup>50</sup> )	0.390	0.370	0.330	0.280	1.18	20.7°	20.6°
300	1 <sup>00</sup>	0.340	0.330	0.550	0.470	1.17	20.8°	20.7°
301	1 <sup>00</sup>	0.340	0.320	0.530	0.450	1.18	20.8°	20.7°
302	1 <sup>00</sup>	0.340	0.330	0.530	0.460	1.15	20.8°	20.7°
303	1 <sup>00</sup>	0.340	0.320	0.500	0.440	1.14	20.8°	20.7°
Mittel	—	—	—	—	—	1.19	20.4°	20.3°

Tabelle 15. *Elodea*. Versuche mit hypotonischen Glycerinlösungen.

Versuch	Versuchs- zeit St.	$C$	$C_1$	$D_L$	$D_D$	$r$	$T_L$	$T_D$
322	4 <sup>25</sup>	0.420	0.340	0.360	0.260	1.38	18.4° C	18.8° C
323	5 <sup>05</sup>	0.420	0.360	0.410	0.330	1.24	18.4°	18.8°
324	5 <sup>35</sup>	0.420	0.380	0.480	0.370	1.30	18.4°	18.8°
325	4 <sup>25</sup>	0.420	0.360	0.380	0.260	1.46	19.8°	19.3°
326	4 <sup>55</sup>	0.420	0.380	0.460	0.360	1.28	19.8°	19.3°
327	5 <sup>25</sup>	0.420	0.400	0.570	0.430	1.33	19.8°	19.3°
Mittel	—	—	—	—	—	1.33	19.1°	19.1°

In Abb. 4 finden sich die Ergebnisse der mit hypertonischen Harnstoff- und Glycerinlösungen ausgeführten Versuche graphisch dargestellt. Jede Kurve repräsentiert den Mittelwert von 5 Versuchen. Die vollen Kurven geben die Permeation im Licht, die gestrichelten diejenige im Dunkeln an. Die Versuche mit Glycerin wurden ohne Zuckerzusatz, diejenigen mit Harnstoff bis zum  $\omega$ -

Abb. 4. *Elodea*. Versuche mit hypertonischen Glycerin- und Harnstofflösungen.



Wert 0.4 ebenso, von da abwärts aber nach dem Partialdruckverfahren ausgeführt. Die die Kurven schneidenden Senkrechten geben Höchst- und Mindestwerte der Punkte an ( $\bar{\square}$  = Lichtversuche,  $\hat{\square}$  = Dunkelversuche).

Wir stellen bei den Kurven sowohl im Licht als im Dunkeln den üblichen Verlauf fest (vgl. u. a. BÄRLUND 1929), d. h. die Permeationsgeschwindigkeit ist im Anfang grösser, sinkt aber beim Ausgleich des Konzentrationsgefälles allmählich. Im Licht ist jedoch die Permeationsgeschwindigkeit viel höher als im Dunkeln: die Form der betr. Kurven ist deutlich verschieden. Die die Streuung der Einzelwerte angegebenden senkrechten Linien liegen im Anfang der Kurven, besonders beim Glycerin, zu entsprechenden Zeitpunkten

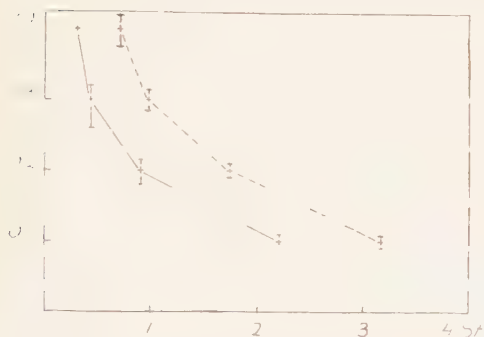


Abb. 5. *Elodea*. Versuche mit hyper-tonischen Methylharnstofflösungen.

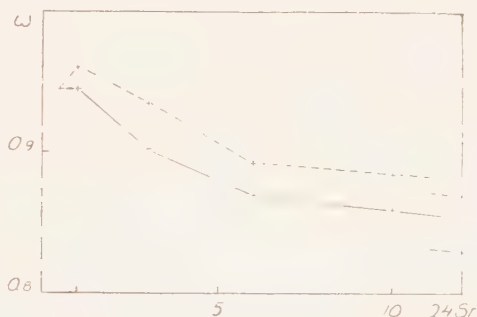


Abb. 6. *Elodea*. Versuche mit hyper-tonischen Kaliumnitratlösungen.

sowohl im Licht als im Dunkeln in fast gleicher Höhe, d. h. im Anfang verlaufen die Einzelkurven für Licht und Dunkel mehr oder minder durcheinander. Je weiter aber der Versuch fortschreitet, desto deutlicher beginnen sich die Licht- und Dunkelkurven voneinander zu trennen und ihre eigenen Wege zu gehen, sich nach 6 Stunden auch beim Glycerin nicht mehr berührend.

Abb. 5 und 6 stellen die Mittelwertkurven für Methylharnstoff und  $\text{KNO}_3$  dar. Erstere Versuche wurden nach dem Partialdruckverfahren, letztere nach dem »Totalverfahren« ausgeführt. Auch diese Stoffe permeieren im Licht rascher als im Dunkeln, und zwar in dem Masse, dass die Einzelkurven einander während des ganzen Versuches in keinem Punkte berühren, wie es uns die eingezeichneten Senkrechten der Methylharnstoffversuche zu erkennen geben.

Sowohl mit Harnstoff als mit Methylharnstoff führte ich Versuche auch in Lösungen aus, die dem  $\omega$ -Wert 0.0 entsprachen. In ihnen war die Plasmolyse jedoch noch nach Ablauf von 24 und 36 Stunden ganz vollständig, trotzdem der  $\omega$ -Wert 0.1 beim Methylharnstoff schon in 2<sup>12</sup> Stunden erreicht wird. Die Permeation stieg also nie auf 100 %.

Mit *Elodea* führte ich auch einige Versuche aus, um festzustellen, ob die permeationsfördernde Wirkung des Lichtes bei den verschiedenen Stoffen vielleicht verschieden gross sei. Würden die Ergebnisse, die allerdings wegen der Mangelhaftigkeit der plasmolytischen Methode nicht ganz exakt sein können, Regelmässigkeiten zu erkennen geben, so könnten sie uns vielleicht etwas von den Veränderungen ahnen lassen, die das Licht im Plasma bewirkt.

Die Versuche wurden nach dem Punktverfahren gleichzeitig mit Harnstoff, Glycerin und Malonamid vorgenommen. Nach 18stündiger Wässerung der abgetrennten Blätter bei Licht erfolgte

Tabelle 16. *Elodea*. Versuche nach dem Punktverfahren mit Harnstoff, Glycerin und Malonamid.

Versuch	Harnstoff			Glycerin			Malonamid		
	$P_L$	$P_D$	$r$	$P_L$	$P_D$	$r$	$P_L$	$P_D$	$r$
686	0.958	0.462	2.08	0.167	0.110	1.52	0.041	0.031	1.32
687	0.925	0.432	2.15	0.173	0.110	1.57	0.041	0.031	1.32
688	0.863	0.490	1.76	0.167	0.115	1.45	0.040	0.031	1.29
689	1.180	0.518	2.28	0.173	0.110	1.57	0.041	0.031	1.32
690	0.860	0.476	1.81	0.155	0.115	1.35	0.041	0.030	1.37
691	0.840	0.486	1.73	0.157	0.118	1.33	0.040	0.030	1.33
692	0.840	0.476	1.77	0.163	0.115	1.42	0.040	0.029	1.38
693	0.815	0.476	1.71	0.159	0.117	1.36	0.040	0.030	1.33
700	0.975	0.510	1.91	0.171	0.129	1.33	0.041	0.031	1.32
701	0.975	0.487	2.00	0.164	0.124	1.32	0.040	0.031	1.29
702	1.020	0.510	2.00	0.164	0.124	1.32	0.039	0.030	1.30
703	0.975	0.487	2.00	0.171	0.132	1.30	0.041	0.031	1.32
724	0.940	0.437	2.16	0.182	0.117	1.56	0.045	0.032	1.41
725	0.890	0.468	1.90	0.192	0.115	1.67	0.044	0.032	1.38
726	0.910	0.425	2.14	0.176	0.113	1.56	0.044	0.032	1.38
727	0.910	0.437	2.09	0.179	0.117	1.53	0.044	0.032	1.38
Mittel	—	—	1.97	—	—	1.45	—	—	1.34

die Bestimmung des Rohrzuckerwertes und die Herstellung der gleichkonzentrierten Lösungen in der Weise, dass der  $\omega$ -Wert zwischen 0.6 und 0.7 zu liegen kam. Da indessen die Permeation des Malonamids um ein Vielfaches langsamer war, als z. B. die des Harnstoffs ist, musste sein  $\omega$ -Wert zuweilen etwas, und zwar um eine passende Versuchszeit einhalten zu können, etwa 0.05 höher gewählt werden als der der beiden übrigen Stoffe. Der Temperaturunterschied zwischen den Licht- und den Dunkelversuchen betrug 0.1–0.3° C zugunsten der letzteren.

Die Ergebnisse sind in Tab. 16 zusammengefasst. Diese zeigt die nach BÄRLUND (1929, S. 65) berechneten  $P$ -Werte im Licht ( $P_L$ ) und im Dunkeln ( $P_D$ ) sowie deren Verhältnis ( $r$ ). Zuunterst finden sich die Mittelwerte sämtlicher Verhältniszahlen.

Aus der Tabelle ersehen wir, dass die permeationsfördernde Einwirkung des Lichtes beim Harnstoff am grössten, beim Malonamid am schwächsten gewesen ist. Die Verhältniszahlen für Glyzerin und Malonamid fallen annähernd in dieselbe Grössenklasse, während sie beim Harnstoff erheblich höher liegen. Die Ergebnisse werden im III. Abschnitt einer näheren Besprechung unterzogen.

#### b. Versuche bei farbigem Licht.

Da sich nun das Licht bei *Elodea* als permeationsfördernd erwies, beschloss ich auch einige Versuche in verschiedenfarbigem Licht auszuführen. Hierbei kamen zweierlei Farbfilter zur Anwendung. Die einen liessen annähernd nur entweder kurz- oder langwelliges Licht vom gleichen Energieinhalt durch, die anderen ebenfalls in der Hauptsache entweder kurz- oder langwelliges Licht, aber jetzt von gleicher assimilatorischer Wirkung. Mit letzteren experimentierte ich deshalb, weil die Versuche mit den nichtassimilierenden *Rhoeo*-Zellen und den assimilierenden *Elodea*-Zellen so verschieden ausfielen und ich aus diesem Grunde erfahren wollte, ob der Assimilation in Analogie mit den Annahmen von HOAGLAND & DAVIS (1923) hierbei ein Anteil zukäme.

Zuerst experimentierte ich mit Filtern letztgenannter Art. Diese bestanden aus gesättigter  $K_2Cr_2O_7$ -Lösung, dunkelrotem Glas und  $CuSO_4$ -Lösung. Von beiden Lösungen wurde eine Schicht von 4 cm in zylinderförmige Glasschalen von 5.5 cm Höhe und 11 cm Durch-

messer getan und hiernach das Kaliumbichromatgefäß mit der roten, das Kupfersulfatgefäß mit einer gewöhnlichen Glasscheibe mittels Vaseline luftdicht verschlossen. Auf der Aussenseite wurden die Gefäße mit schwarzem Papier versehen, damit kein anderes Licht als das von oben her kommende durch sie Durchtritt fände. Die Konzentration der Kupfersulfatlösung wurde so eingestellt, dass das durchfallende Licht bei der Versuchspflanze – nach der Gasblasenmethode gemessen – die gleiche assimilatorische Tätigkeit auslöste wie das durch das Kaliumbichromatfilter kommende Licht. Hatte sich so die geeignete Konzentration (26 %  $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ ) ermitteln lassen, erfolgte die Messung der durch die Filter kommenden Energiemengen<sup>1</sup> mit Hilfe der Thermosäule von MOLL, wobei sich die Lichtquelle in gleicher Entfernung von der Thermosäule befand wie von den Blättern in den eigentlichen Versuchen. Es wurden folgende Energiemengen festgestellt: ohne Filter 0.110, Kaliumbichromatfilter (+ Rotscheibe) 0.0102 und Kupfersulfatfilter 0.0012 cal/cm<sup>2</sup> min. Hierbei ist Rücksicht darauf zu nehmen, dass infrarote Strahlen beim Kupfersulfatfilter keinen Durchtritt haben, während dagegen nicht versucht wurde, sie beim Kaliumbichromatfilter auszuschalten.

Es folgten nun die Versuche. Als Lichtquelle dienten zwei ganz neue Osram-Nitra-Glühlampen zu 300 Watt, die in einer Höhe von 41 cm über dem Tisch angebracht wurden. In dieser Weise liess sich mit beiden Filtern gleichzeitig arbeiten. Die Versuche wurden mit hypotonischen Glycerinlösungen in den gleichen Versuchsgefässen wie vorhin ausgeführt, mit dem Unterschied jedoch, dass diese an den Seiten und unten mit schwarzem Papier bedeckt waren. Die Versuchsgefäße wurden direkt unter je ihre Lichtquelle gestellt und auf sie konzentrisch die Filter. Um eine allzu starke Temperatursteigerung in den Versuchsgefässen zu verhüten, befanden sich diese in flachen Glasschalen mit Wasser, dessen Temperatur ich durch Zugabe von Eiswasser regelte. Nach Beendigung des Versuches erfolgte dann im Licht einer Tischlampe die Bestimmung der plasmolytischen Grenzkonzentrationen. Des Vergleiches halber wurden Versuche auch ohne Filter sowie im Dunkeln vorgenommen. Die

<sup>1</sup> Die absoluten annähernden Werte hat mir Mag. phil. K. T. HOLMBERG freundlichst ausgerechnet, wofür ich ihm bestens danke.

Ergebnisse sind aus Tab. 17 ersichtlich. »*T*-Diff.» ist die Differenz zwischen höchster und niedrigster gemessener Temperatur in den betr. Versuchsreihen, die übrigen Zahlenwerte geben den Unterschied zwischen den unter den verschiedenen Versuchsbedingungen (Filter usw.) ermittelten plasmolytischen Grenzwerte und den ursprünglichen osmotischen Werten der Zellen an. Am raschesten ist die Permeation bei freiem Lichtzutritt gewesen, dann folgen in absteigender Reihenfolge die beiden Filter, zuerst  $\text{CuSO}_4$ , dann  $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$  + Rotscheibe, und schliesslich der Dunkelversuch. Wir stellen fest, dass die Permeabilität im kurzwelligen Licht fast ausnahmslos grösser als im langwelligen Licht ist, trotzdem die Assimilation die gleiche gewesen ist. Das Licht scheint die Permeation also nicht durch Kohlensäureassimilation zu beeinflussen.

Tabelle 17. *Elodea*. Versuche mit hypotonischen Glycerinlösungen bei Anwendung von  $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$  + Rotscheibe- und  $\text{CuSO}_4$ -Filtern.

Versuch	Ohne Filter	$\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$	$\text{CuSO}_4$	Dunkel	<i>T</i> -Diff.
462	0.390	0.370	0.350	0.300	0.2 <sup>°</sup> C
463	0.390	0.270	0.350	0.240	0.1
464	0.245	0.185	0.220	0.180	0.1
465	0.180	0.150	0.170	0.145	0.0
466	0.270	0.230	0.250	0.190	0.1 <sup>°</sup>
467	0.240	0.190	0.220	0.180	0.1 <sup>°</sup>
468	0.480	0.440	0.465	0.370	0.0 <sup>°</sup>
469	0.465	0.430	0.455	0.385	0.1 <sup>°</sup>
470	0.340	0.300	0.320	0.290	0.0 <sup>°</sup>
471	0.300	0.230	0.280	0.230	0.0 <sup>°</sup>
472	0.360	0.340	0.340	0.290	0.1 <sup>°</sup>
473	0.360	0.320	0.330	0.310	0.0 <sup>°</sup>
Mittel	0.335	0.288	0.313	0.259	0.1 <sup>°</sup>

Hiernach fanden Versuche mit Filtern statt, die Strahlung vom gleichen Energieinhalt durchliessen. Die Ausführung der Versuche selbst war sonst die gleiche wie vorhin, doch befanden sich die Lichtquellen in verschiedener Entfernung vom Tisch. Als Filter dienten Schott-Gläser RG 1 und BG 7. Ersteres lässt Licht von Wellenlängen über 600  $\mu\mu$  durch, letzteres hauptsächlich kurzwellige-



res. Die infraroten Strahlen wurden vermittels einer 4 cm dicken Schicht 2 %iger  $\text{CuSO}_4$ -Lösung in ähnlichen Glasschalen wie in den vorigen Versuchen nach Möglichkeit ausgeschaltet. Diese Menge ist nach BACHMANN (1929, S. 507) imstande, die infraroten Strahlen grösstenteils zu absorbieren. Die Versuchsgefässe verschloss ich dann unter Zuhilfenahme von Vaseline mit den Schott-Gläsern luftdicht.

Es folgte nun die Bestimmung der erforderlichen Entfernungen zwischen Lichtquelle und Versuchsobjekt, um den Durchtritt gleich grosser Lichtenergiemengen durch die Filter zu sichern. Die Messungen wurden auch jetzt mit der Thermosäule von MOLL vorgenommen. Als geeignete Abstände ergaben sich bei Schott BG 7 + 4 cm 2 %  $\text{CuSO}_4$ : 20 cm und bei Schott RG 1 + 4 cm 2 %  $\text{CuSO}_4$ : 27 cm. Die durch beide Filter den Versuchsobjekten zuteil werdende Lichtenergiemenge war nun die gleiche,  $0.0038 \text{ cal/cm}^2\text{min}$ .

Ferner wurde untersucht, welcher Einfluss den erwähnten Filtern bei der Assimilation zukam. Hierbei bediente ich mich der Gasblasenmethode. Unten das Ergebnis (Zeitabstand zwischen aufeinanderfolgenden Blasen, Mittelwerte von 3 aufeinanderfolgenden Beobachtungen):

20 cm Abstand.	ohne Filter	8 Sekunden
20    »        »	BG 7 + $\text{CuSO}_4$	30    »
20    »        »	RG 1 + $\text{CuSO}_4$	50    »
27    »        »	RG 1 + $\text{CuSO}_4$	67    »

Bedient man sich also der Abstände (20 und 27 cm), bei welchen die durch die Filter erlangten Energiemengen gleich gross sind, so ist die Assimilation bei blauem Licht mehr als 100 % lebhafter als bei rotem Licht. Beim ersten Blick scheint dieses Resultat in entschiedenem Widerspruch zu der allgemeinen Auffassung (vgl. u. a. GABRIELSEN 1935) über die Einwirkung des verschiedenwelligen Lichtes auf die Kohlensäureassimilation zu stehen. Der Widerspruch ist jedoch nur scheinbar. Der grösste Teil der von der Lampe ausgesandten Strahlung besteht nämlich aus infraroten Strahlen, die bekanntlich für die Assimilation nicht in Betracht kommen. Nun absorbiert zwar die verwendete  $\text{CuSO}_4$ -Lösung den grössten Teil der infraroten Strahlung, aber ihre Gesamtmenge ist so gross, dass bereits der durch das verwendete Rotfilter ( $\text{CuSO}_4$ -Lösung + Rot-

scheibe) dringende geringe Bruchteil nicht weniger als etwa 60 % der vom Filter durchgelassenen Strahlung ausmacht. So kommt es, dass nur etwa 35–40 % der vom Rotfilter durchgelassenen Strahlung zu dem Gebiet ( $\lambda < 700 \mu\mu$ ) gehört, welches fast allein bei der Assimilation wirksam ist (MONTFORT 1937, S. 144). Dagegen besteht die durch das Blaufilter dringende Strahlung zum weitaus grössten Teil aus assimilatorisch wirksamem Licht.

Die Permeationsversuche wurden wie vorher in hypotonischen Glycerinlösungen ausgeführt. Sie ergaben die in Tab. 18 zusammengestellten Resultate (Bezeichnungen dieselben wie in Tab. 17):

Tabelle 18. *Elodea*. Versuche mit hypotonischen Glycerinlösungen bei Anwendung von Schott-Gläsern als Lichtfilter.

Versuch	Ohne Filter	RG 1	BG 7	Dunkel	T-Diff.
474	0.300	0.270	0.290	0.240	0.2° C
475	0.330	0.265	0.300	0.260	0.2°
476	0.340	0.290	0.320	0.270	0.2°
477	0.340	0.300	0.320	0.270	0.2°
478	0.390	0.360	0.375	0.340	0.1°
479	0.415	0.370	0.390	0.350	0.1°
480	0.350	0.290	0.310	0.265	0.1°
481	0.350	0.300	0.310	0.270	0.1°
482	0.320	0.260	0.285	0.250	0.2
483	0.320	0.250	0.270	0.240	0.2°
484	0.290	0.235	0.240	0.225	0.3°
485	0.420	0.375	0.400	0.365	0.1°
Mittel	0.347	0.297	0.318	0.280	0.2°

Die Permeation ist auch jetzt bei freiem Lichtzutritt am raschesten gewesen, danach folgen blaues und rotes Filter und zuletzt Dunkelheit. Wenigstens bei *Elodea* wird also die Permeation durch kurzwellige Strahlung ( $\lambda$  etwa 400–700  $\mu\mu$ ) stärker gefördert als durch die geprüfte langwellige Strahlung ( $\lambda = 600$ –1,400  $\mu\mu$ , von der ein beträchtlicher Teil — etwa 60 % — zum infraroten Gebiet gehört).

### 3. VERSUCHE MIT CHARA CERATOPHYLLA.

#### A. METHODIK.

##### a. Das Versuchsobjekt und dessen Behandlung.

Die Sommermonate benutzte ich zu Versuchen mit *Chara ceratophylla*. Dieses Versuchsobjekt und seine Verwendbarkeit bei Permeabilitätsstudien haben COLLANDER und BÄRLUND (COLLANDER 1930; COLLANDER & BÄRLUND 1933) in ihren Arbeiten bereits eingehend besprochen, weshalb hier auf eine nähere Beschreibung verzichtet werden kann. Auch über die Behandlung des Objektes vor und während dem Versuch wird bei ihnen so ausführlich berichtet, dass diese Umstände hier nur nebenbei berührt werden mögen.

Die Zellen wurden im Laboratorium präpariert und gereinigt und hiernach in eine Porzellanschale mit künstlichem Brackwasser gebracht. Dieses enthielt im Liter 66 Milliäq. Na<sup>+</sup>, 1.4 Milliäq. K<sup>+</sup>, 15 Milliäq. Mg<sup>++</sup>, 3 Milliäq. Ca<sup>++</sup>, 77 Milliäq. Cl<sup>-</sup>, 8 Milliäq. SO<sub>4</sub><sup>==</sup> und 0.4 Milliäq. HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>. Bis zu den Versuchen wurden sämtliche Zellen an einem Nordfenster aufbewahrt; nur selten aber kamen solche Zellen zur Anwendung, die mehr als 3 Tage im Laboratorium gestanden hatten.

Die Versuche wurden in runden Glasschalen von 3.5 cm Höhe und 7 cm Durchmesser ausgeführt. Jedes Gefäss erhielt in 80–70 ml der Versuchslösung 30–40 Zellen. Die Lichtversuche wurden bei diffusum Tageslicht am Fenster ausgeführt, während sich die Dunkelobjekte in demselben Raum in einem grossen, völlig lichtdicht verschlossenen Kasten befanden. Der grösste Temperaturunterschied belief sich auf 0.5° C. Bei einer Versuchsdauer von mehr als 10 Stunden, wie bei den Versuchen mit Glyzerin, gelangte die gleiche Versuchsanschaltung zur Anwendung wie vorhin bei den Versuchen mit *Rhoeo* und *Elodea*, und zwar war dabei auch die Lichtquelle dieselbe, nämlich eine Osram-Nitra-Glühlampe zu 300 Watt, aufgehängt in 41 cm Entfernung von den Versuchsobjekten.

Nachdem ich die Lösungen hergestellt und sie in die Versuchsgefässe gebracht hatte, liess ich die Zellen schnell auf reinem Filtrierpapier abfliessen und trug sie in die Lösungen ein. Die Lichtobjekte stellte ich dann ins Licht und die Dunkelobjekte in Dunkelheit. Da die später folgende Isolierung des Zellsaftes bei beiden die Zeit von einer halben Stunde erforderte, wurden die Lichtversuche entsprechend früher in Gang gesetzt. (Da die Versuchszeit bei Anwendung von Trimethylzitat nur 4 Minuten betrug, brachte ich in diesem Falle nicht sämtliche Zellen auf einmal in die Lösungen, sondern hielt sie in denselben einzeln die erforderliche Zeit mit der Pinzette.) Nach Ablauf der Versuchszeit erfolgten die Temperaturmessungen sowie die Isolierung des Zellsaftes. Hierbei kamen nur gesunde Zellen in Betracht, also solche, in denen eine deutliche Plasmarotation zu konstatieren war. Die der Versuchslösung entnommene Zelle wurde rasch in künstlichem Brackwasser abgespült (nicht aber in den Versuchen mit Trimethylzitat) und auf Filtrier-

papier getrocknet. Hiernach wurde die Zelle mit einer Nadel angestochen und der Zellsaft in ein Glasrohr (vgl. COLLANDER 1930, S. 7) aufgefangen. Als ich davon so viel zusammengebracht hatte, dass es für zwei Parallelversuche ausreichte (120–140 mm<sup>3</sup>), sog ich diese Menge in zwei Teilen durch Filtrierpapier in eine Kapillarpipette zu 100 mm<sup>3</sup> und überführte sie von hier in das Gefäß, in welchem dann die Analysen ausgeführt wurden. Der Zellsaft der Lichtobjekte wurde bei Licht isoliert, derjenige der Dunkelobjekte bei schwachem, durch Kaliumbichromatlösung filtriertem Licht.

### *b. Die Lösungen, Analysen und Fehler.*

In den Versuchen mit *Chara* kamen Äthylenglykol, Trimethylzitat, Glycerin, Harnstoff, Hexamethylentetramin sowie Lithiumchlorid zur Anwendung.

Die Substanzen wurden als hypotonische Lösungen verwendet. Die Konzentration der Äthylenglykol- und Glycerinlösungen war 0.2 GM, die der Trimethylzitat- und Hexamethylentetraminlösungen 0.1 GM und die der Harnstofflösungen 0.04 GM. Die Lithiumchloridlösungen wurden 0.05-normal im Leitungswasser, welches etwas CaCl<sub>2</sub> enthielt, hergestellt, sämtliche anderen Lösungen in künstlichem Brackwasser und alle in Messkolben zu 500 ml, von wo sie dann in die Versuchsgefäße abgeteilt wurden. In dieser Weise erhielten die Lösungen sowohl in den Licht- als den Dunkelversuchen genau die gleiche Konzentration.

Die Äthylenglykol-, Trimethylzitat- und Glycerinanalysen wurden nach dem Chromsäureverfahren von BANG (1927), die Hexamethylentetraminanalysen nach der Mikro-Kjeldahlmethode (Modifikation von BANG) ausgeführt. Den Harnstoff bestimmte ich nach der Methode von GIBBS & KIRK (1935), die sich in ihrer Einfachheit als äusserst bequem und zugleich genau erwies (der mittlere Fehler überstieg nicht  $\pm 1$ –2 %). Die Ureaselösung stellte ich jedoch durch Auflösen von etwa 1 g Sojabohnenmehl in 30 ml 30 %igen Alkohols her. Die Inkubationszeiten betrugen 2 Stunden nach dem Zusammenführen des Harnstoffs und der Ureasetropfen und 2 Stunden nach Zugabe des K<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>-Tropfens zu der Mischung. Bei der Inkubation hielt ich die Deckel der Gefäße durch Auflegen eines Gewichtes gut verschlossen. — Die Lithiumanalysen wurden spektrographisch nach LUNDEGÄRDH ausgeführt.<sup>1</sup>

Da im reinen Zellsaft von *Chara* sowohl kaliumbichromatreduzierende als stickstoffhaltige Stoffe enthalten sind, analysierte ich in jedem Versuch auch den Zellsaft der nur im künstlichen Brackwasser gehaltenen Zellen. (Beim Harnstoff war dies unnötig, da ich konstatierte, dass der Zellsaft der im Brackwasser gehaltenen Zellen bei der Analyse Salzsäure überhaupt nicht verbrauchte.) Hierbei führte ich diese Analysen sowohl an den Licht- wie an den Dunkelobjekten aus, die ich im Licht und im Dunkeln so lange hielt, wie sich die Versuchsobjekte in den Lösungen befunden hatten.

<sup>1</sup> Für diese Bestimmungen schulde ich Herrn Stud. LEO LEHTORANTA Dank.

Die Ergebnisse wurden in  $P$ -Werten (vgl. COLLANDER & BÄRLUND 1933) ausgedrückt.

Die bei diesen Versuchen in Frage kommenden Fehlermöglichkeiten sind von COLLANDER & BÄRLUND (1933, S. 5–8) im Anschluss an ihre Methode, der auch ich hier gefolgt bin, so ausführlich besprochen worden, dass sich das für meinen Teil erübrigt, zumal ich zu ihren Beobachtungen nichts hinzuzufügen habe.

## B. DIE VERSUCHSERGEBNISSE.

### a. Einfluss des Tageslichtes.

Nach COLLANDER & BÄRLUND (1933) wird beim Eindringen der von ihnen studierten Anelektrolyte in die *Chara*-Zellen schliesslich ein Gleichgewichtszustand erreicht, der dadurch charakterisiert ist, dass die Konzentration der permeierenden Substanz im Zellsaft etwa 90–100 % ihrer Konzentration in der Aussenlösung beträgt, was in gutem Einklang mit der auch in anderer Weise festgestellten Tatsache steht, dass das Eindringen in diesen Fällen einen einfachen Diffusionsprozess darstellt. Diese Versuche von COLLANDER & BÄRLUND wurden im Dunkeln ausgeführt. Um zu erfahren, ob die Verhältnisse im Licht womöglich anders liegen, unternahm ich ähnliche Versuche mit Äthylenglykol auch bei Licht.

Die Ergebnisse dieser Versuche bringt Tab. 19.  $M_L$  und  $M_D$  stellen die eingedrungenen Stoffmengen in % der Konzentration der Aussenlösung dar. Die Versuchszeit, 19 Stunden, gab volle Gewähr für die Erreichung des Gleichgewichtszustandes, wenn man

Tabelle 19. *Chara*. Gleichgewichtsversuche mit Äthylenglykol.

Versuch	Versuchszeit St.	$M_L$	$M_D$	$T_L$	$T_D$
530	19 <sup>00</sup>	100.0	97.9	23.2° C	23.3° C
531	»	99.5	100.0	23.2°	23.3°
532	»	99.5	97.4	23.4°	23.3°
533	»	101.5	98.4	23.4°	23.3°
534	»	99.5	96.8	23.3°	23.4°
535	»	97.4	101.1	23.3°	23.4°
Mittel	—	99.6	98.6	23.3°	23.3°



bedenkt, dass schon binnen 25 Minuten etwa 50 % permeiert sind. Wir stellen fest, dass die Permeation im Licht durchschnittlich 99.6 % und im Dunkeln 98.6 % betragen hat. Eine aktive Stoffanhäufung auch im Licht hat also ebenso wenig wie in den *Elodea*-Versuchen stattgefunden. Die im folgenden konstatierte Beschleunigung der Stoffaufnahme muss also allein auf eine Erhöhung der passiven Permeabilität zurückgeführt werden.

Tabelle 20. *Chara*. Versuche mit Äthylenglykol bei Tageslicht und im Dunkeln.

Versuch	Versuchszeit St.	$P_L$	$P_D$	$r$	$T_L$	$T_D$
513	0 <sup>25</sup>	0.055	0.046	1.20	23.2° C	23.1° C
514	»	0.055	0.048	1.15	23.2°	23.1°
515	»	0.072	0.046	1.57	23.7°	23.6°
516	»	0.057	0.044	1.30	23.7°	23.6°
517	»	0.072	0.051	1.41	23.9°	24.0°
518	»	0.072	0.049	1.47	23.9°	24.0°
526	»	0.058	0.042	1.38	23.6°	23.6°
527	»	0.072	0.056	1.29	23.6°	23.6°
528	»	0.057	0.049	1.16	23.6°	23.7°
529	»	0.072	0.052	1.39	23.6°	23.7°
Mittel	—	—	—	1.32	23.6°	23.6°

Tabelle 21. *Chara*. Versuche mit Glyzerin bei Tageslicht und im Dunkeln.

Versuch	Versuchszeit St.	$P_L$	$P_D$	$r$	$T_L$	$T_D$
519	46 <sup>00</sup>	0.00110	0.00075	1.47	24.6° C	24.2° C
520	46 <sup>00</sup>	0.00130	0.00074	1.76	24.6°	24.2°
521	46 <sup>30</sup>	0.00095	0.00072	1.32	24.6°	24.4
522	46 <sup>30</sup>	0.00095	0.00070	1.36	24.6°	24.4°
523	47 <sup>00</sup>	0.00094	0.00056	1.68	25.0°	24.8°
524	47 <sup>00</sup>	0.00126	0.00056	2.24	25.0°	24.8°
545	46 <sup>00</sup>	0.00129	0.00075	1.72	24.2°	24.3°
546	46 <sup>00</sup>	0.00093	0.00078	1.61	24.2°	24.3°
547	47 <sup>00</sup>	0.00090	0.00055	1.64	24.2°	24.2
548	47 <sup>00</sup>	0.00091	0.00055	1.66	24.2°	24.2°
Mittel	—	—	—	1.65	24.5°	24.4°

Die Tabellen 20–24 veranschaulichen die Ergebnisse der Permeabilitätsversuche bei Tageslicht und im Dunkeln. Es sind angegeben die Versuchszeit, die Temperaturen im Licht ( $T_L$ ) und im Dunkeln ( $T_D$ ), sowie die erhaltenen  $P$ -Werte ( $P_L$  und  $P_D$ ) und das Verhältnis der letzteren ( $r$ ). Ausserdem ist der Mittelwert der in den verschiedenen Versuchen erhaltenen Verhältniszahlen sowie der Temperaturen berechnet worden.

Ganz wie bei *Elodea* macht sich also auch bei *Chara* ein deutlicher Einfluss des Lichtes

Tabelle 22. *Chara*. Versuche mit Trimethylzitat bei Tageslicht und im Dunkeln.

Versuch	Versuchszeit St.	$P_L$	$P_D$	$r$	$T_L$	$T_D$
541	0 <sup>04</sup>	0.185	0.170	1.09	24.2° C	24.3° C
542	»	0.187	0.176	1.06	24.2°	24.3°
543	»	0.206	0.175	1.18	24.2°	24.3°
544	»	0.191	0.184	1.04	24.2°	24.3°
549	»	0.218	0.185	1.18	24.2°	24.2°
550	»	0.216	0.185	1.17	24.2°	24.2°
551	»	0.214	0.191	1.12	24.2°	24.2°
552	»	0.185	0.172	1.08	24.2°	24.2°
Mittel	—	—	—	1.12	24.2°	24.3°

Tabelle 23. *Chara*. Versuche mit Harnstoff bei Tageslicht und im Dunkeln.

Versuch	Versuchszeit St.	$P_L$	$P_D$	$r$	$T_L$	$T_D$
561	4 <sup>30</sup>	0.00090	0.00053	1.70	24.2° C	24.3° C
562	4 <sup>30</sup>	0.00108	0.00065	1.66	24.2°	24.3°
564	5 <sup>00</sup>	0.00108	0.00064	1.69	24.2°	24.1°
564 a	5 <sup>00</sup>	0.00113	0.00064	1.77	24.2°	24.1°
565	5 <sup>00</sup>	0.00112	0.00064	1.75	24.2°	24.1°
566	5 <sup>00</sup>	0.00113	0.00064	1.77	24.2°	24.1°
567	5 <sup>00</sup>	0.00092	0.00064	1.45	23.7°	23.8°
568	5 <sup>00</sup>	0.00090	0.00064	1.41	23.7°	23.8°
569	5 <sup>00</sup>	0.00092	0.00064	1.45	23.7°	23.8°
570	5 <sup>00</sup>	0.00088	0.00060	1.47	23.7°	23.8°
Mittel	—	—	—	1.61	24.0°	24.0°

auf die Permeabilität geltend. Den grössten Unterschied finden wir beim Hexamethylentetramin, das im Laufe der Versuchszeit (5–7 Stunden) im Licht durchschnittlich um 83% ausgiebiger permeiert ist als im Dunkeln, den kleinsten beim Trimethylziträt (Versuchszeit 4 Minuten) mit der Verhältniszahl 1.12. Beim Äthylenglykol (Versuchszeit 25 Minuten) ist das Verhältniss 1.32,

Tabelle 24. *Chara*. Versuche mit Hexamethylentetramin bei Tageslicht und im Dunkeln.

Versuch	Versuchszeit St.	$P_L$	$P_D$	$r$	$T_L$	$T_D$
622	5 <sup>00</sup>	0.00103	0.00053	1.94	23.7° C	23.5° C
623	5 <sup>00</sup>	0.00102	0.00053	1.93	23.7°	23.5°
624	5 <sup>00</sup>	0.00123	0.00064	1.92	23.7°	23.5°
625	5 <sup>00</sup>	0.00125	0.00064	1.95	23.7°	23.5°
627	6 <sup>00</sup>	0.00139	0.00072	1.93	23.3°	23.4°
628	6 <sup>00</sup>	0.00125	0.00063	1.98	23.3°	23.4°
629	6 <sup>00</sup>	0.00128	0.00072	1.78	23.3°	23.4°
630	6 <sup>00</sup>	0.00111	0.00063	1.76	23.3°	23.4°
636	7 <sup>00</sup>	0.00123	0.00076	1.62	24.2°	24.4°
637	7 <sup>00</sup>	0.00148	0.00084	1.76	24.2°	24.4°
638	7 <sup>00</sup>	0.00124	0.00081	1.53	24.2°	24.4°
639	7 <sup>00</sup>	0.00142	0.00079	1.80	24.2°	24.4°
Mittel	—	—	—	1.83	23.7°	23.8°

Tabelle 25. *Chara*. Versuche mit Harnstoff und Lithium bei Tageslicht und im Dunkeln.

Ver- such	Harnstoff			Lithium			$T$ -Diff.
	$P_L$	$P_D$	$r$	$P_L$	$P_D$	$r$	
679	0.00090	0.00059	1.53	0.000079	0.000071	1.11	0.1° C
680	0.00090	0.00061	1.48	0.000064	0.000061	1.05	0.1°
681	0.00089	0.00061	1.46	0.000075	0.000061	1.23	0.1°
682	0.00090	0.00063	1.43	0.000083	0.000068	1.22	0.1°
683	0.00089	0.00059	1.51	0.000079	0.000064	1.24	0.0°
684	0.00086	0.00059	1.46	0.000071	0.000061	1.07	0.1°
Mittel	—	—	1.48	—	—	1.15	0.1°

beim Glyzerin (46–47 Stunden) 1.<sub>65</sub> und beim Harnstoff (4<sup>1</sup>/<sub>2</sub>–5 Stunden) 1.<sub>61</sub>. Tab. 25 bringt die Ergebnisse von Versuchen, bei denen die Versuchslösungen gleichzeitig 0.04 GM Harnstoff und 0.05 GM Lithiumchlorid, ferner ein wenig Kalziumchlorid enthielten. Die Versuchszeit war in allen Versuchen 10 Stunden, und die Analysen wurden in demselben Zellsaft gemacht.

Die Verhältniszahlen variieren in ein und derselben Tabelle im allgemeinen recht stark, in Tab. 23 z. B. zwischen 1.41 und 1.77. So können sie aber auch in der Tat nicht als völlig vergleichbar angesprochen werden. Eine Ursache hierzu liegt in der wechselnden Beleuchtung. Wie bereits erwähnt, kam bei kürzerer Versuchszeit als 10 Stunden diffuses Tageslicht zur Anwendung, dessen Intensität sich ja nach dem Bewölkungsgrad des Himmels sowie nach der Tageszeit richtet. Einige Abweichungen dürften auch von Analysefehlern (z. B. Vers. 524, Tab. 21) herrühren, welche sich aller Übung zum Trotz hin und wieder einschleichen können.

Im III. Abschnitt werde ich die gegenseitige ursächliche Beziehung der mit den verschiedenen Stoffen erhaltenen verschiedenen Ergebnisse auseinanderzusetzen versuchen.

#### b. Versuche bei farbigem Licht.

In diesen Versuchen bediente ich mich derselben Filter wie in den entsprechenden Versuchen mit *Elodea*. Es wurde also die Einwirkung solcher Filter studiert, die Licht vom gleichen Energieinhalt durchliessen, sowie solcher, die (nach Feststellungen an *Elodea*) die Assimilation in gleicher Stärke beeinflussten.

Wegen der grösseren Genauigkeit der Harnstoffanalysen wurden die Versuche mit diesem Stoff ausgeführt. Als Lichtquelle dienten wie in den *Elodea*-Versuchen zwei Osram-Nitra-Glühlampen zu 300 Watt. Die den Versuchsobjekten durch die Filter zugeführten Lichtenergiemengen waren die gleichen wie in den Versuchen mit *Elodea*. Vergleichshalber mass ich auch die Energiemengen des Tageslichtes und erhielt bei bewölktem Himmel 0.0100–0.0160 cal/cm<sup>2</sup>min und 0.036–0.050 cal/cm<sup>2</sup>min bei klarem Himmel. Die Versuchsgefässe hielt ich in Wasser, dessen Temperatur durch Zugabe von Eiswasser geregelt wurde.

Die Ergebnisse sind in Tab. 26 und 27 zusammengestellt. An-

geführt sind hier die Versuchszeit, die permeierten Mengen bei Anwendung von verschiedenen Filtern:  $K_2Cr_2O_7$ -Lösung + Rotscheibe ( $P_{K_2Cr_2O_7}$ ),  $CuSO_4$ -Lösung ( $P_{CuSO_4}$ ), Schott-Gläser RG 1 ( $P_{RG\ 1}$ )

Tabelle 26. *Chara*. Versuche mit Harnstoff unter Anwendung von  $K_2Cr_2O_7$  + Rotscheibe- und  $CuSO_4$ -Filtern.

Versuch	Versuchs- zeit, St.	$P_{CuSO_4}$	$P_{K_2Cr_2O_7}$	$r$	$T_{CuSO_4}$	$T_{K_2Cr_2O_7}$
598	4 <sup>00</sup>	0.00073	0.00038	1.92	22.0° C	22.2° C
599	4 <sup>00</sup>	0.00073	0.00038	1.92	22.0°	22.2°
600	4 <sup>00</sup>	0.00081	0.00038	2.14	22.0°	22.2°
601	4 <sup>00</sup>	0.00070	0.00038	1.84	22.0°	22.2°
606	4 <sup>00</sup>	0.00083	0.00045	1.85	25.0°	24.7°
607	4 <sup>00</sup>	0.00081	0.00038	2.14	25.0°	24.7°
608	4 <sup>00</sup>	0.00073	0.00045	1.62	25.0°	24.7°
609	4 <sup>00</sup>	0.00073	0.00033	2.20	25.0°	24.7°
618	5 <sup>00</sup>	0.00065	0.00030	2.17	24.3°	24.2°
619	5 <sup>00</sup>	0.00065	0.00036	1.81	24.3°	24.2°
620	5 <sup>00</sup>	0.00070	0.00042	1.67	24.3°	24.2°
621	5 <sup>00</sup>	0.00065	0.00030	2.17	24.3°	24.2°
Mittel	—	—	—	1.96	23.8°	23.7°

Tabelle 27. *Chara*. Versuche mit Harnstoff bei Anwendung von Schott-Gläsern als Lichtfilter.

Versuch	Versuchs- zeit, St.	$P_{BG_7}$	$P_{RG_1}$	$r$	$T_{BG_7}$	$T_{RG_1}$
587	4 <sup>30</sup>	0.00095	0.00065	1.46	24.4° C	24.3° C
588	4 <sup>30</sup>	0.00095	0.00065	1.46	24.4°	24.3°
589	4 <sup>30</sup>	0.00095	0.00065	1.46	24.4°	24.3°
590	4 <sup>30</sup>	0.00095	0.00065	1.46	24.4°	24.3°
591	4 <sup>30</sup>	0.00095	0.00065	1.46	24.5°	24.8°
591 a	4 <sup>30</sup>	0.00095	0.00065	1.46	24.5°	24.8°
592	4 <sup>30</sup>	0.00095	0.00065	1.46	24.5°	24.8°
593	4 <sup>30</sup>	0.00095	0.00065	1.46	24.5°	24.8°
602	5 <sup>00</sup>	0.00095	0.00070	1.38	24.5°	24.3°
603	5 <sup>00</sup>	0.00095	0.00065	1.46	24.5°	24.3°
604	5 <sup>00</sup>	0.00095	0.00070	1.36	24.5°	24.3°
605	5 <sup>00</sup>	0.00095	0.00059	1.70	24.5°	24.3°
Mittel	—	—	—	1.46	24.5°	24.5°



und BG 7 ( $P_{BG\ 7}$ ), ferner das Verhältnis der permeierten Mengen bei blauem und rotem Licht sowie die Temperaturen.

In Tab. 26 sind Filter zur Anwendung gekommen, die eine gleiche Einwirkung auf die Assimilation von *Elodea* haben. Wir sehen, dass das blaue Licht die Permeation viel stärker gefördert hat als das rote (Verhältnis 1.96).

Tab. 27 gibt die Permeationsmengen bei Anwendung von Filtern an, die Licht von gleichem Energieinhalt durchlassen. Die Resultate lassen erkennen, dass wie bei *Elodea* so auch bei *Chara* die Permeation durch kurzwelliges Licht stärker gefördert wird als durch langwelliges, wobei jedoch der grosse Anteil der infraroten Strahlen am letzteren nicht zu vergessen ist (vgl. S. 56).

#### 4. DER EINFLUSS VORHERIGER DUNKELBEHANDLUNG DES OBJEKTES AUF DIE PERMEABILITÄT.

Als ich im Sommer 1935 mit *Chara* arbeitete, erhielt ich Resultate, nach welchen die Permeation durch das Licht bald beeinflusst, bald wieder nicht beeinflusst wurde, und zwar stellten sich diese verschiedenen Ergebnisse auch beim Arbeiten mit ein und demselben Stoff ein. Als Beispiel seien die Versuche mit Hexamethylentetramin hier wiedergegeben (Tab. 28). In 9 von 16 Versuchen ist  $r$  1.07 oder höher gewesen, die Permeation ist also durch das Licht gefördert worden, in den übrigen 7 Versuchen finden wir als Verhältniszahl 1.02 oder weniger, ein Zeichen also dafür, dass die Permeation bei Licht und im Dunkeln praktisch ebenso gross gewesen ist. Zu ähnlichen Ergebnissen führten Versuche mit Harnstoff, Azetamid, Äthylenglykol und Malonamid. (Nur in den Versuchen mit Glycerin hatte das Licht die Permeation stets gefördert.) Solche Resultate bereiteten mir viele ernste Stunden, hatte ich doch sämtliche Versuche, sowohl was ihre Technik als die Ausführung der Analysen betraf, so einheitlich gestaltet, dass ich auf keinen einzigen hätte hindeuten können, der von den übrigen abweichend gewesen wäre.

Die *Elodea*-Versuche des folgenden Winters brachten jedoch die Lösung. Die verschiedenen Resultate hatten ihre Ursache darin, dass ich, der üblichen Praxis folgend, die Lichtobjekte vor den Ver-

Tabelle 28. *Chara*. Versuche mit Hexamethylentetramin.

Versuch	Versuchs- zeit, St.	$P_L$	$P_D$	$r$	$T_L$	$T_D$
129	4 <sup>00</sup>	0.00099	0.00074	1.34	21.7° C	21.7° C
130	8 <sup>00</sup>	0.00102	0.00080	1.28	21.7°	21.7°
133	9 <sup>30</sup>	0.00105	0.00112	0.94	21.8°	21.9°
135	4 <sup>00</sup>	0.00099	0.00099	1.00	22.6°	23.0
136	8 <sup>00</sup>	0.00121	0.00112	1.07	22.6°	23.1°
138	5 <sup>00</sup>	0.00136	0.00133	1.02	22.8°	22.7°
139	10 <sup>00</sup>	0.00102	0.00112	0.91	22.8°	22.8°
141	5 <sup>00</sup>	0.00146	0.00115	1.27	23.1°	23.1° C
145	5 <sup>00</sup>	0.00074	0.00062	1.20	21.9°	22.2°
146	5 <sup>00</sup>	0.00093	0.00059	1.27	21.9°	22.2°
147	10 <sup>00</sup>	0.00115	0.00062	1.86	21.5°	21.8°
148	10 <sup>00</sup>	0.00080	0.00062	1.29	21.5°	21.8°
149	5 <sup>00</sup>	0.00115	0.00074	1.56	22.5°	22.5°
150	5 <sup>00</sup>	0.00093	0.00093	1.00	22.5°	22.5°
151	10 <sup>00</sup>	0.00099	0.00105	0.91	23.6°	23.4°
152	10 <sup>00</sup>	0.00093	0.00093	1.00	23.6°	23.4°

suchen im Licht, die Dunkelobjekte aber entsprechend im Dunkeln gehalten hatte. Es stellte sich nämlich heraus, dass Dunkelbehandlung des Objektes eine erhebliche Zunahme der Permeabilität zur Folge haben kann. In meinen *Chara*-Versuchen lagen diejenigen Zellen, mit denen ich im Dunkeln experimentierte, vor den Versuchen mehr als einen Tag im Dunkeln, und deshalb war die Steigerung der Permeation oft fast ebenso gross, bisweilen sogar grösser als die in den Lichtversuchen durch das Licht herbeigeführte Erhöhung der Permeabilität. Im Sommer 1936 hielt ich dann vor den Versuchen sämtliche Versuchsobjekte, wie bereits angegeben, stets bei den gleichen Bedingungen und erhielt nun einheitliche Ergebnisse.

Dass die Permeabilität bei längerem Liegen des Objektes im Dunkeln in der Tat gesteigert wird, stellte sich in folgender Weise heraus (Abb. 7). Ich untersuchte die Harnstoffpermeabilität von *Elo-dea* bei Licht. Am 18. XI. 1935 holte ich aus dem Aquarium des Gewächshauses einen frischen Spross und legte ihn in ein Gefäss mit Leitungswasser. Nach dreitägiger künstlicher Belichtung ergab sich die Permeationskurve a, am 22. XI. die Kurve b und am 25. XI. die

Kurve c. Die Permeationsgeschwindigkeit ist in sämtlichen drei Fällen die gleiche: die Kurven verlaufen ihrer ganzen Länge nach eng ineinander verflochten. Am 26. XI. stellte ich das Gefäss mit- samt dem Versuchsobjekt in Dunkelheit. Am folgenden Tage erhielt ich die Kurve d, in welcher die Permeation in dieselbe Grössen- klasse wie vorhin fällt. Gross war aber meine Überraschung, als ich am 29. XI., nachdem der Spross sich also 3 Tage im Dunkeln be-

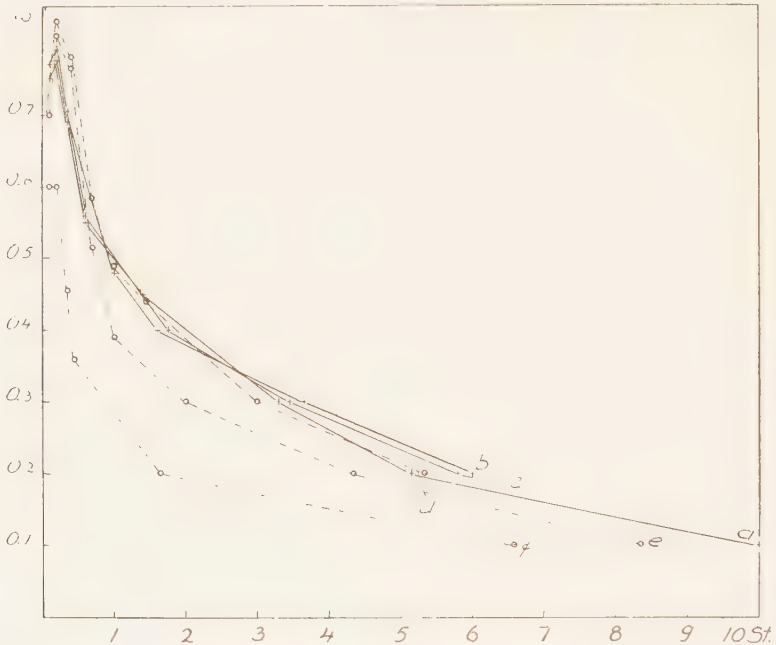


Abb. 7. *Elodea*. Versuche mit Harnstoff bei Licht, nachdem der Spross ver- schieden lange Zeit im Licht bzw. im Dunkeln gehalten wurde.

funden hatte, die Kurve e und nach weiteren 4 Tagen die Kurve f erhielt: die Permeabilität hatte in der Dunkelheit eine beträcht- liche, im Falle der Kurve f sogar eine gewaltige Steigerung erfahren.

Zu ähnlichen Resultaten führten auch die Versuche im Dunkeln, die ich mit demselben Spross ausführte. Nachdem sich der Spross 1, 2 bzw. 8 Tage im Licht befunden hatte, waren die  $P$ -Werte (2 Stun- den nach Versuchsbeginn ermittelt) 0.354, 0.304 bzw. 0.342, nach 2-, 4- bzw. 7tägiger Dunkelbehandlung des Versuchsobjektes entsprechend

0.390, 0.495 und 0.690. Die ersten drei Werte fallen auch jetzt in dieselbe Grössenklasse, während die letzteren desto höher liegen, je länger sich das Objekt im Dunkeln befunden hat.

Die Mittelwerte sämtlicher derartiger an *Elodea* ausgeführten Harnstoffversuche sind in Abb. 8. graphisch zusammengefasst. Die voll ausgezogene Kurve 1 bezieht sich auf die lichtbehandelten Blätter im

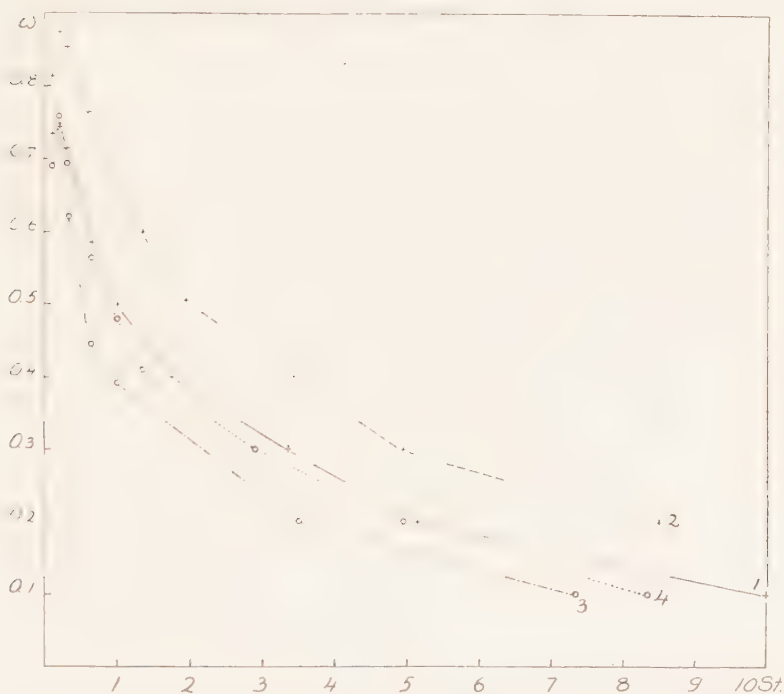


Abb. 8. *Elodea*. Mittelwertkurven sämtlicher Versuche mit Harnstoff nach vorhergehender Licht- bzw. Dunkelbehandlung des Sprosses.

Licht, Kurve 2 auf dieselben im Dunkeln, Kurve 3 wiederum auf die dunkelbehandelten Blätter im Licht und Kurve 4 auf dieselben im Dunkeln. Wir stellen fest, dass die Permeabilität am geringsten dann ist, wenn sich die Blätter im Licht befunden haben, die Versuche aber im Dunkeln ausgeführt worden sind. Am grössten ist die Permeabilität bei den Dunkelobjekten im Licht gewesen. Dagegen weist die Permeabilität der Lichtobjekte im Licht und der Dunkelobjekte im Dunkeln annähernd die gleichen Werte auf.

Die Veränderungen der Harnstoffpermeabilität gehen ferner auch aus Abb. 9 hervor. Hier geben die geraden Linien (die Bezifferung entspricht derjenigen in Abb. 8) die Veränderung der  $P$ -Werte (s. BÄRLUND 1929, S. 65) bei Licht- bzw. Dunkelbehandlung der Blätter an. Die Werte sind 2 Stunden nach Versuchsbeginn berechnet worden. Die  $+$ -Zeichen geben die  $P$ -Werte für Lichtobjekte im Licht, die  $\circ$ -Zeichen dieselben für Lichtobjekte im Dunkeln, die  $\Delta$ -Zeichen für Dunkelobjekte im Licht und die  $\square$ -Zeichen schliesslich für Dunkelobjekte im Dunkeln an. Auf der Ordinate die  $P$ -Werte, auf der Abszisse die Zeit der Dunkel- bzw. Lichtbehandlung der Objekte vor den Versuchen, in Tagen ausge-

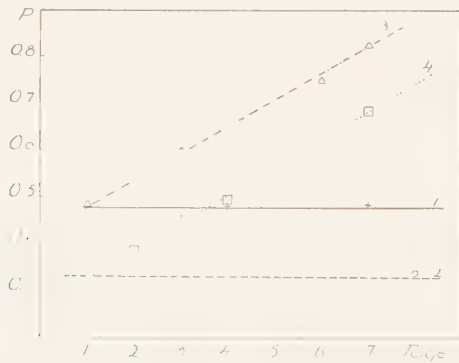


Abb. 9. *Elodea*. Veränderung der  $P$ -Werte der Harnstoffpermeation nach vorhergehender Licht- bzw. Dunkelbehandlung des Sprosses.

drückt. — Die Kurven lassen erkennen, dass Lichtbehandlung des Objektes keine nennenswerte Veränderung der Permeabilität verursacht, wogegen diese bei Dunkelbehandlung des Objektes sogar geradlinig ansteigt.

Abb. 10–12 veranschaulichen die Veränderung der Glyzerinpermeabilität. Die Kurven in Abb. 10 stellen im Licht ausgeführte Versuche dar. Die voll ausgezogenen Linien geben auch hier eine Lichtbehandlung des Objektes vor dem Versuch an, während die gestrichelten Kurven sich auf dunkelbehandelte Objekte beziehen. Kurve a wurde nach 1tägiger, Kurve b nach 4tägiger und Kurve c nach 6tägiger Belichtung des Objektes erhalten. Wie in den Harnstoffversuchen verlaufen die Kurven auch jetzt recht eng beisam-



men. Nun wurde das Objekt in Dunkelheit gebracht. Nach 1-, 3- bzw. 6tägiger Dunkelbehandlung ergaben sich die Kurven d-f. Wir sehen, dass die Permeabilität mit der zunehmenden Dauer der Dunkelbehandlung eine immer grössere Steigerung erfährt. Nach abermaliger Überführung des Objektes ins Licht und 3tägiger Belichtung hat sich die Kurve g ergeben. Die Permeation ist nun im Vergleich zu Kurve f deutlich verlangsamt, ist aber noch immer rascher als in den Kurven a-c.

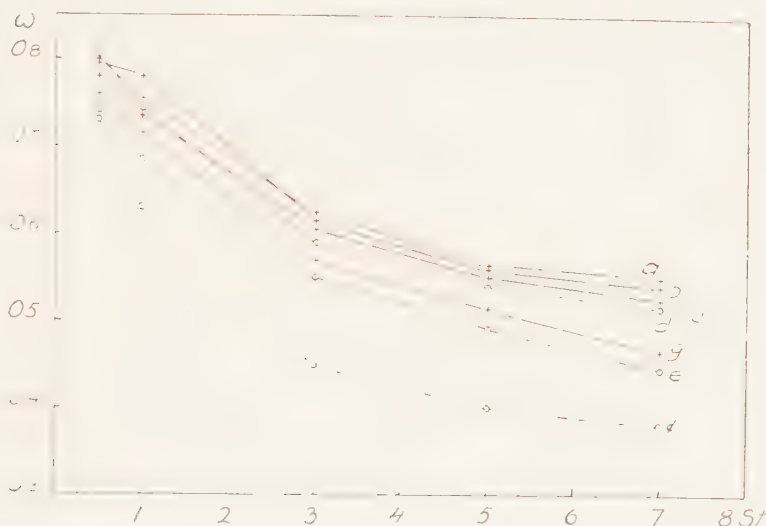


Abb. 10. *Elodea*. Versuche mit Glyzerin bei Licht nach verschiedenen langer Licht- bzw. Dunkelbehandlung des Sprosses.

Die Versuche im Dunkeln ergaben (5 Stunden nach Versuchsbeginn) die  $P$ -Werte 0.089, 0.086, 0.097, 0.078 und 0.092 nach vorangehender 1-, 2-, 4-, 5- bzw. 6tägiger Belichtung des Objektes und 0.098, 0.110, 0.127, 0.142 und 0.151 nach 1-, 2-, 3-, 5- und 6tägiger Dunkelbehandlung desselben. Wie in den Harnstoffversuchen, fallen auch hier die erstgenannten Werte untereinander in dieselbe Grössenklasse, während die letzteren desto höher sind, je länger die Dunkelbehandlung der Objekte gedauert hat. Als der Spross nun wieder in das Licht gebracht wurde, ergab sich nach 3 Tagen der  $P$ -Wert 0.113, also ein recht niedriger Wert im Vergleich zu dem unmittelbar nach der 6tägigen Dunkelbehandlung erhaltenen.

In Abb. 11 sehen wir die Mittelwertkurven sämtlicher mit *Elodea* ausgeführten Glycerin- und Methylharnstoffversuche. Die Bezifferung der Kurven ist die gleiche wie in Abb. 8. Beim Glycerin verläuft Kurve 4 (Dunkelversuche mit dunkelbehandelten Objekten)

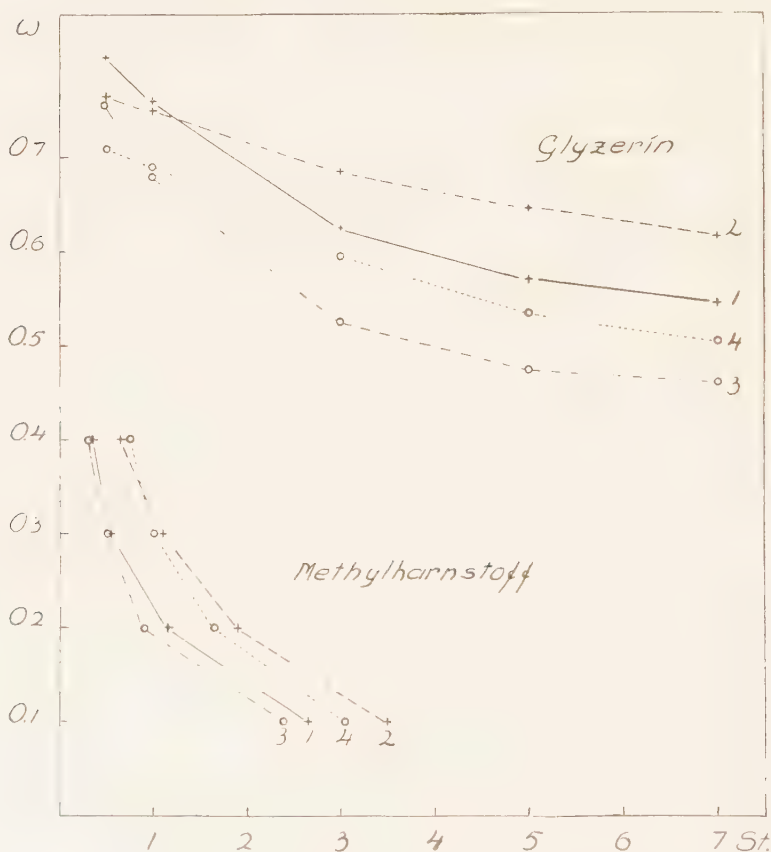


Abb. 11. *Elodea*. Mittelwertkurven sämtlicher Glycerin- und Methylharnstoffversuche nach vorhergehender Licht- bzw. Dunkelbehandlung der Sprosse.

unterhalb der Kurve 1 (Lichtversuche mit lichtbehandelten Objekten), wonach die permeabilitätsfördernde Wirkung der andauernden Dunkelbehandlung durchschnittlich sogar grösser gewesen ist als die der kurzwährenden Lichtbehandlung. Beim Methylharnstoff ist diese Einwirkung nicht so ausgeprägt wie beim Glycerin und Harnstoff.

In Abb. 12 ist die der Harnstoffkurve der Abb. 9 entsprechende Glyzerinkurve wiedergegeben. Bei den Lichtobjekten halten sich die  $P$ -Werte ungefähr auf gleicher Höhe, bei den Dunkelobjekten steigen sie aber fast geradlinig an. Das Zeichen  $*$  bezieht sich auf Kurve g in Abb. 10, das Zeichen  $\odot$  stellt den  $P$ -Wert dar, der im Dunkelversuch erhalten wurde, wenn das Objekt nach vorangegangener Dunkelbehandlung ins Licht überführt worden war. Die  $P$ -Werte der Glyzerinkurven sind 5 Stunden nach Beginn des Versuches berechnet worden. — Die hier wiedergegebenen Glyzerin- und Harnstoffkurven repräsentieren nicht die einzigen Versuchsreihen, die ausgeführt wurden. Stets aber haben sich bei den Versuchen übereinstimmende Resultate ergeben.



Abb. 12. *Elodea*. Veränderung der  $P$ -Werte der Glyzerinpermeation nach vorhergehender Licht- bzw. Dunkelbehandlung des Sprosses.

Besonders eigentümlich war der Einfluss der Dunkelbehandlung auf die mit  $\text{KNO}_3$  erzielten Plasmolysekurven. Die Ergebnisse der diesbezüglichen Versuche sehen wir in Abb. 13 (Bezifferung der Kurven gemäss Abb. 8). Diejenigen Kurven, in denen die Beobachtungspunkte durch ein  $\odot$  kenntlich gemacht sind, geben die Mittelwerte der Plasmolysekurven bei mehrtägiger Licht- oder Dunkelbehandlung der Objekte an. Diejenigen Kurven wiederum, in denen die Beobachtungspunkte durch die Zeichen  $+$  oder  $\Delta$  repräsentiert sind, sind Zwischenformen, und zwar so, dass die  $+$ -Kurven den Verlauf der Permeation bei 2tägiger Belichtung des Versuchsobjektes nach vorangehender mehrtägiger Dunkelbehandlung, die

$\Delta$ -Kurven den bei 1tägiger Dunkelbehandlung des Objektes nach vorangehender mehrtägiger Belichtung desselben angeben. Die  $\circ$ -Kurven stellen Mittelwerte von 5 Versuchen dar. Auch aus diesen Kurven können wir herauslesen, dass die Permeation durch die Dunkelbehandlung der Objekte gefördert worden ist. Von grosser Bedeutung ist die Dunkelbehandlung für das Mass der zur Erreichung des maximalen Plasmolysegrades erforderlichen Zeit gewesen. Bei Blättern, die vor dem Versuch belichtet wurden, beträgt diese Zeit  $1\frac{1}{2}$ -1 Stunde, während bei dunkelbehandelten Blättern der Plasmolysegrad bis zu 6 Stunden immer nur steigt und erst nach dieser Zeit Deplasmolyse eintritt. Bei den beiden erwähnten Zwischenformen wird der maximale Plasmolysegrad binnen 1 bzw. 3 Stunden erreicht. Die obige Zeit, 6 Stunden, ist auch in anderer Hinsicht bemerkenswert. Bis dahin fallen nämlich die Permeationskurven der lichtbehandelten Blätter verhältnismässig steil ab, richten sich aber danach aus. Während der ersten 6 Stunden verhalten sich die Plasmolysekurven der licht- und dunkelbehandelten Blätter ganz



Abb. 13. *Elodea*. Versuche mit Kaliumnitrat nach verschieden langer Licht- bzw. Dunkelbehandlung des Sprosses.

lysegrad bis zu 6 Stunden immer nur steigt und erst nach dieser Zeit Deplasmolyse eintritt. Bei den beiden erwähnten Zwischenformen wird der maximale Plasmolysegrad binnen 1 bzw. 3 Stunden erreicht. Die obige Zeit, 6 Stunden, ist auch in anderer Hinsicht bemerkenswert. Bis dahin fallen nämlich die Permeationskurven der lichtbehandelten Blätter verhältnismässig steil ab, richten sich aber danach aus. Während der ersten 6 Stunden verhalten sich die Plasmolysekurven der licht- und dunkelbehandelten Blätter ganz

entgegengesetzt. Jene sinken, diese steigen, nach 6 Stunden aber beginnen sämtliche Kurven in der gleichen Richtung zu verlaufen. Auf dieses eigentümliche Verhalten kommen wir im folgenden Abschnitt zurück.

Mit *Elodea* unternahm ich auch einige Versuche, um zu erfahren, ob etwa der Einfluss der Dunkelbehandlung auf die Permeation je nach dem verwendeten Stoff verschieden sei. Die Versuche wurden mit Harnstoff, Glyzerin und Malonamid zur gleichen Zeit und in der gleichen Weise wie die Versuche über den Einfluss des Lichtes (S. 52) ausgeführt. Den als Versuchsobjekt dienenden Spross teilte ich in mehrere Stücke und nahm an einem von diesen unmittelbar nach 18stündiger Wässerung die Versuche vor. Die übrigen durften noch einige Tage, jedes zweite Stück im Licht bzw. im Dunkeln liegen.

Obzwar die Versuche sowohl im Licht als auch im Dunkeln ausgeführt wurden, seien hier nur die Resultate der letzteren wiedergegeben (Tab. 29 und 30), da sie am deutlichsten die Einwirkung der Dunkelbehandlung auf die Permeabilität an den Tag legen.

Tab. 29 bringt die Resultate der Versuche mit lichtbehandelten, Tab. 30 diejenigen der Versuche mit dunkelbehandelten Blättern. Die dritte Kolumne von links gerechnet gibt die Zeit der den Versuchen vorangehenden Licht- (Tab. 29) bzw. Dunkelbehandlung (Tab. 30) des Versuchsobjektes, die Wässerungszeit 18 Stunden ein-

Tabelle 29. *Elodea*. Dunkelversuche mit Harnstoff, Glyzerin und Malonamid nach vorhergehender mehrtägiger Belichtung des Objektes.

Versuche	Spross	Zeit (Tage)	<i>P</i>			<i>r</i>		
			Harn- stoff	Glyze- rin	Malon- amid	Harn- stoff	Glyze- rin	Malon- amid
686-689	A		0.476	0.110	0.031			
694-697	A	6	0.497	0.115	0.031	1.05	1.05	1.00
690-693	B		0.480	0.118	0.030			
710-713	B	6	0.425	0.108	0.032	0.89	0.93	1.07
722-725	B	9	0.395	0.111	0.032	0.82	0.95	1.07
702-705	C		0.499	0.127	0.031			
738-741	C	10	0.486	0.108	0.027	0.97	0.85	0.87
726-729	D		0.442	0.115	0.032			
746-749	D	6	0.485	0.109	0.030	1.10	0.95	0.94



begriffen, an. Fehlt die Zeitangabe, so bedeutet dies, dass die *P*-Werte an frischen (also nicht vorbehandelten) Sprossen unmittelbar nach der Wässerung bestimmt wurden. Jede Zahl stellt den Mittelwert von 4 Versuchen dar. In der Kolumne *r* finden wir das Verhältnis der *P*-Werte der vorbehandelten sowie der entsprechenden nicht vorbehandelten (also nur gewässerten) Objekte angegeben.

Tabelle 30. *Elodea*. Dunkelversuche mit Harnstoff, Glyzerin und Malonamid nach vorhergehender mehrtägiger Dunkelbehandlung des Objektes.

Versuche	Spross	Zeit (Tage)	<i>P</i>			<i>r</i>		
			Harn- stoff	Glyze- rin	Malon- amid	Harn- stoff	Glyze- rin	Malon- amid
686-689	A		0.476	0.110	0.031			
698-701	A	7	0.998	0.189	0.068	2.10	1.72	2.20
706-709	A	8	1.051	0.203	0.070	2.20	1.85	2.26
690-693	B		0.480	0.116	0.030			
714-717	B	7	0.879	0.181	0.058	1.84	1.60	1.93
718-721	B	8	1.120	0.205	0.063	2.32	1.81	2.10
702-705	C		0.499	0.127	0.031			
730-733	C	8	1.070	0.199	0.066	2.14	1.57	2.13
734-737	C	9	1.030	0.188	0.074	2.06	1.48	2.39
726-729	D		0.442	0.115	0.032			
742-745	D	5	0.788	0.163	0.053	1.79	1.42	1.66
750-753	D	7	1.040	0.211	0.060	2.35	1.83	1.88

Aus Tab. 29 ersehen wir, dass durch längere Belichtung des Objektes die Permeabilität nach keiner Richtung hin verändert wird: das Verhältnis schwankt wenig beiderseits des Wertes 1.00. Dunkelbehandlung des Objektes führt dagegen zu einer beträchtlichen Steigerung der Permeabilität, und zwar, wie sich aus den Verhältnis-zahlen ersehen lässt, beim Harnstoff und Malonamid viel ausgeprägter als beim Glyzerin: die Verhältnis-zahlen des letzteren liegen durchgehend niedriger als die der beiden anderen Stoffe, bei denen sie in die gleiche Grössenklasse zu fallen scheinen. Im folgenden Abschnitt werden diese Ergebnisse näher besprochen.

Es sei erwähnt, dass sich am Versuchsobjekt nach längerer Dunkelbehandlung keinerlei äusserlich sichtbare Veränderungen von grösserem Belang feststellen liessen. Höchstens wurden die Blätter

gleichsam etwas mehr durchscheinend. Die Plasmolyseform blieb dagegen nach wie vor schön konvex.

Auch an *Chara* führte ich Versuche mit vorher licht- bzw. dunkel-behandelten Objekten aus. Ich wollte feststellen, ob die Versuche in der Tat wieder zu den gleichen Ergebnissen wie im Sommer 1935 (s. Tab. 28, S. 67) führen würden. Für die Dunkelversuche hielt ich deshalb Zellen in einer Porzellanschale mit künstlichem Brackwasser in einem Dunkelschrank bereit. Die für die Lichtversuche vorgesehenen Zellen wiederum lagen in einer ähnlichen Schale auf dem Fensterbrett (jedoch nicht dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt). Nur in den Nachtstunden wurde ihnen eine geringere Lichtmenge zuteil.

Die Ergebnisse der Versuche mit Äthylenglykol sind in Tab. 31 und 32 zusammengestellt. In jener haben sich die Zellen vor den Versuchen 36 Stunden, in der letzteren 68 Stunden im Dunkeln

Tabelle 31. *Chara*. Versuche mit Äthylenglykol nach 36stündiger Dunkelbehandlung der Zellen.

Versuch	Versuchszeit, St.	$P_L$	$P_D$	$r$	$T_L$	$T_D$
536	0 <sup>25</sup>	0.040	0.033	1.21	23.3° C	23.4° C
537	»	0.048	0.037	1.30	23.3°	23.4
538	»	0.044	0.038	1.16	23.3°	23.4°
539	»	0.055	0.048	1.15	23.3°	23.4°
Mittel	—	—	—	1.21	23.3°	23.4°

Tabelle 32. *Chara*. Versuche mit Äthylenglykol nach 68stündiger Dunkelbehandlung der Zellen.

Versuch	Versuchszeit, St.	$P_L$	$P_D$	$r$	$T_L$	$T_D$
554	0 <sup>25</sup>	0.028	0.025	1.12	23.3° C	23.3° C
555	»	0.026	0.030	0.87	23.3°	23.3°
556	»	0.025	0.023	1.09	23.3°	23.3°
557	»	0.026	0.026	1.00	23.3°	23.3°
Mittel	—	—	—	1.02	23.3°	23.3°

befunden. Wie wir uns erinnern, betrug das mittlere Verhältnis ohne vorangehende Dunkelbehandlung 1.32. Nach 36stündiger Dunkelbehandlung ergibt sich nun das Verhältnis 1.21 und nach 68stündiger Dunkelbehandlung 1.02.

Die Ergebnisse der Versuche mit Harnstoff liegen in den Tabellen 33 und 34 vor, entsprechend einer 40- bzw. 120stündigen Dunkelbe-

Tabelle 33. *Chara*. Versuche mit Harnstoff nach 40stündiger Dunkelbehandlung der Zellen.

Versuch	Versuchs- zeit, St.	$P_L$	$P_D$	$r$	$T_L$	$T_D$
571	4 <sup>00</sup>	0.00141	0.00076	1.85	23.5° C	23.5° C
572	4 <sup>00</sup>	0.00138	0.00077	1.79	23.5°	23.5°
573	4 <sup>00</sup>	0.00135	0.00076	1.78	23.5°	23.5°
574	4 <sup>00</sup>	0.00144	0.00076	1.89	23.5°	23.5°
583	5 <sup>00</sup>	0.00108	0.00065	1.66	23.5°	23.7°
584	5 <sup>00</sup>	0.00111	0.00063	1.76	23.5°	23.7°
585	5 <sup>00</sup>	0.00108	0.00063	1.72	23.5°	23.7°
586	5 <sup>00</sup>	0.00111	0.00065	1.71	23.5°	23.7°
Mittel	—	—	—	1.77	23.5°	23.6°

Tabelle 34. *Chara*. Versuche mit Harnstoff nach 120stündiger Dunkelbehandlung der Zellen.

Versuch	Versuchs- zeit, St.	$P_L$	$P_D$	$r$	$T_L$	$T_D$
594	5 <sup>00</sup>	0.00081	0.00068	1.19	23.6° C	23.1° C
595	5 <sup>00</sup>	0.00081	0.00072	1.13	23.6	23.1
596	5 <sup>00</sup>	0.00076	0.00072	1.06	23.6	23.1
597	5 <sup>00</sup>	0.00076	0.00068	1.12	23.6	23.1
610	5 <sup>00</sup>	0.00072	0.00065	1.11	23.6	23.5
611	5 <sup>00</sup>	0.00076	0.00068	1.12	23.6°	23.5
612	5 <sup>00</sup>	0.00072	0.00065	1.11	23.6	23.5
613	5 <sup>00</sup>	0.00072	0.00065	1.11	23.6	23.5
614	4 <sup>00</sup>	0.00074	0.00067	1.11	22.8	22.7
615	4 <sup>00</sup>	0.00074	0.00067	1.11	22.8	22.7°
616	4 <sup>00</sup>	0.00074	0.00074	1.00	22.8	22.7
617	4 <sup>00</sup>	0.00087	0.00059	1.11	22.8	22.7
Mittel	—	—	—	1.11	23.3	23.2°

handlung der Zellen. Das mittlere Verhältnis ist im ersteren Fall, verglichen mit dem Normalwert (1.61), nicht kleiner geworden (1.77), nach 120stündiger Dunkelbehandlung der Zellen ist es aber schon auf 1.11 gesunken.

Ähnlich fielen die Ergebnisse auch in den Versuchen mit Hexamethylentetramin aus. Aus Tab. 35 ersehen wir, dass das Verhältnis nach der Dunkelbehandlung der Zellen von seinem Normalwert 1.85 (Tab. 24, S. 63) nun im Lauf von 60–65 Stunden auf 1.15 gesunken ist.

Tabelle 35. *Chara*. Versuche mit Hexamethylentetramin nach 60–65stündiger Dunkelbehandlung der Zellen.

Versuch	Versuchs- zeit, St.	$P_L$	$P_D$	$r$	$T_L$	$T_D$
631	6 <sup>00</sup>	0.00132	0.00132	1.15	23.2° C	23.3° C
632	6 <sup>00</sup>	0.00139	0.00107	1.30	23.2°	23.3°
633	6 <sup>00</sup>	0.00140	0.00123	1.14	23.2°	23.3°
634	6 <sup>00</sup>	0.00127	0.00127	1.00	23.2°	23.3°
640	7 <sup>00</sup>	0.00129	0.00106	1.23	24.2°	24.3°
641	7 <sup>00</sup>	0.00136	0.00113	1.20	24.2°	24.3°
642	7 <sup>00</sup>	0.00136	0.00107	1.27	24.2°	24.3°
643	7 <sup>00</sup>	0.00129	0.00120	1.08	24.2°	24.3°
644	7 <sup>00</sup>	0.00123	0.00117	1.05	23.7°	23.7°
645	7 <sup>00</sup>	0.00137	0.00121	1.25	23.7°	23.7°
646	7 <sup>00</sup>	0.00134	0.00120	1.12	23.7°	23.7°
647	7 <sup>00</sup>	0.00115	0.00113	1.02	23.7°	23.7°
Mittel	—	—	—	1.15	23.7°	23.8°

Bei *Chara* führte also die Dunkelbehandlung der Objekte eine beträchtliche Herabsetzung der Verhältniszahlen im Vergleich zu den Normalwerten herbei. Ein Grund dazu, warum die Werte beim Harnstoff und Hexamethylentetramin jetzt nicht wie im Sommer 1935 bis auf 1.00 herabgingen, dürfte möglicherweise in dem Umstand zu suchen sein, dass das Wasser an dem Standort, von wo ich mein Versuchsmaterial bezog, im Sommer 1936 klar, im vorhergehenden Sommer aber stark getrübt war und die Pflanzen also schon in der Natur mehr oder minder einer »Dunkelbehandlung« unterlagen.

In den obigen *Chara*-Versuchen ist zu bemerken, dass die Ein-

wirkung der längeren Aufbewahrung des Versuchsobjektes im Dunkeln auf die Permeabilität nur in einer Abnahme der  $r$ -Werte zutage tritt, da die im Licht in die lichtbehandelten Zellen eingedrungenen Mengen mit den im Dunkeln in die dunkelbehandelten Zellen eingedrungenen Mengen verglichen wurden. Die  $P$ -Werte entsprechen also Punkten der mit *Elodea* erhaltenen 1- und 4-Kurven. (Die  $P$ -Werte der an verschiedenen Tagen ausgeführten Versuche sind jedoch nicht miteinander vergleichbar, da die Zellen nur in je einem Versuchspaar untereinander gleich beschaffen waren.) Da nun das Verhältnis  $r$  regelmässig je nachdem gesunken ist, wie lange sich die Zellen im Dunkeln befunden haben, so können wir das darauf zurückführen, dass die Permeabilität der Zellen durch die Dunkelbehandlung gefördert worden ist. Dass aber dieses Verhältnis nie unter den Wert 1.00 herabgegangen ist, würde darauf hindeuten, dass die Einwirkung der Dunkelbehandlung auf die Permeabilität der Zellen bei *Chara* wohl kleiner ist als bei *Elodea* (nach Abb. 9, S. 70, wäre der reziproke  $r$ -Wert bei *Elodea* nach 7tägiger Licht- bzw. Dunkelbehandlung des Sprosses gleich 0.70).

Bei meinen Versuchen mit *Rhoeo* zum Nachweis des eventuellen Einflusses einer langdauernden Licht- bzw. Dunkelbehandlung auf die Permeabilität bei der genannten Pflanze führte ich die nötige Vorbehandlung des Objektes im Gewächshaus aus, um eine nachteilige Wirkung des Feuchtigkeits- und Temperaturwechsels auszuschalten. Auch trennte ich die Blätter nicht von der Pflanze ab, sondern liess diese heil und unversehrt unter der Lichtquelle oder im Dunkeln verweilen. Als Lichtquelle diente eine in 60–70 cm Höhe über der Pflanze angebrachte, mit einem Reflektor versehene Osram-Nitra-Glühlampe zu 200 Watt (ausserdem genossen die Pflanzen das gewöhnliche Tageslicht), die Dunkelkammer bestand aus einer grossen, schwarzen Pappschachtel, die über die Pflanze gestülpt wurde. Mit den Licht- bzw. Dunkelobjekten unternahm ich nun Versuche abwechselnd jeden zweiten Tag. (Die Wässerung der Schnitte fand natürlich ebenfalls bei Licht bzw. im Dunkeln statt.) Die Dauer der Belichtung bzw. Dunkelbehandlung betrug insgesamt 12 Tage.

Die Ergebnisse zeigen, dass *Rhoeo* auch in dieser Hinsicht von *Elodea* und *Chara* abzuweichen scheint. Beim Harnstoff wurde nämlich kein Unterschied in der Permeationsgeschwin-



digkeit zwischen belichteten und dunkelbehandelten Objekten gefunden (der durchschnittliche  $\omega$ -Wert nach 5stündiger Versuchszeit betrug bei lichtbehandelten Zellen im Licht bzw. im Dunkeln 0.740 bzw. 0.745 und bei dunkelbehandelten Zellen im Licht bzw. im Dunkeln 0.735 bzw. 0.730). Beim Glyzerin ist ein solcher Unterschied zwar wohl vorhanden, doch ist er äusserst gering (die entsprechenden  $\omega$ -Werte betrugen nach 6stündiger Versuchszeit 0.325, 0.320, 0.305 und 0.300).

### III. BESPRECHUNG DER ERGEBNISSE.

Die Versuche mit Blattzellen von *Elodea densa* und *Chara ceratophylla* liefern den Nachweis, dass das Licht tatsächlich permeationsfördernd wirken kann. Die mit den genannten Versuchsobjekten gewonnenen Resultate waren so deutlich und trotz der verschiedenen Methoden so gleichsinnig, dass die Steigerung der Permeationsgeschwindigkeit durch Einwirkung des Lichtes als sicher erwiesene Tatsache angesprochen werden kann. Dass aber nicht alle Objekte sich ähnlich verhalten, das zeigen die Versuche mit den Epidermiszellen der Blattunterseite von *Rhoeo discolor*. Hierbei erwies sich nämlich das künstliche Licht, eine in 41 cm Entfernung von den Versuchsobjekten aufgehängte Osram-Nitra-Glühlampe zu 300 Watt, die bei den ersteren Versuchsobjekten eine erhebliche Erhöhung der Permeabilität verursachte, völlig wirkungslos. Erst im direkten Sonnenlicht, und zwar auch hier nur im Vorsommer, konnte eine deutlich wahrnehmbare Erhöhung der Permeabilität festgestellt werden, während schon im August die Durchlässigkeit sowohl im Licht als im Dunkeln innerhalb der Fehlergrenzen die gleiche war.

Da sich nun das Licht in seiner Einwirkung auf die Permeabilität der Pflanzenzellen so verschieden gezeigt hat, wird es uns begreiflich, warum auch in denjenigen eingangs in der historischen Übersicht erwähnten Arbeiten, deren Resultate uns sicher oder wenigstens recht wahrscheinlich schienen, verschiedenartige Ergebnisse erhalten worden sind.

Über den Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität lässt sich also keine allgemeingültige Regel aufstellen, sondern jedes Versuchsobjekt ist in dieser Hinsicht besonders zu untersuchen. Solche Untersuchungen werden uns sicher auch mit anderen Pflanzenzellen bekannt machen, für deren Permeabilität das Licht wirkungslos ist,

wie auch mit solchen, deren Permeabilität durch das Licht noch stärker beeinflusst wird als bei den bisher untersuchten Zellen.

Dass der Unterschied in den Resultaten der Licht- und der Dunkelversuche in der Tat von einer Erhöhung der Permeabilität durch Einwirkung des Lichtes verursacht ist und nicht etwa dadurch, dass dieses einen Einfluss z. B. auf den Gleichgewichtszustand ausübte, geht bei *Elodea* aus den Kurven der Abb. 4 und 5 (S. 50 und 51) hervor. Hier nähern sich nämlich auch die Lichtkurven asymptotisch der x-Achse, schneiden sie aber nie, m. a. W. mehr als 100 % der Konzentration des Stoffes in der Aussenlösung wird nicht in die Zellen aufgenommen. Ganz besonders tritt diese Erscheinung in den Versuchen mit Methylharnstoff (Abb. 5, S. 51) zutage, in welchen der  $\omega$ -Wert 0.1 im Licht durchschnittlich binnen 2<sup>12</sup> Stunden erreicht wurde, die Plasmolyse aber in den dem  $\omega$ -Wert 0.0 entsprechenden Lösungen noch nach 36 Stunden vollständig war. Für *Chara* geht gleiches aus Tabelle 19, S. 60, hervor, indem die Zellen auch im Licht nach erreichtem Gleichgewichtszustand etwa dieselbe Konzentration an Äthylenglykol enthalten wie die umgebende Lösung. Die Permeation ist also bei den Anelektrolyten (mit Elektrolyten habe ich entsprechende Versuche nicht ausgeführt) auch im Licht ein einfacher Diffusionsvorgang (vgl. BÄRLUND 1929; COLLANDER & BÄRLUND 1933), und eine adenoide Tätigkeit der Zellen hat sich nicht feststellen lassen. — Diese Befunde machen indessen die von HOAGLAND & DAVIS (1923) sowie HOAGLAND, HIBBARD & DAVIS (1926) gegebene Deutung ihrer *Nitella*-Versuche durchaus nicht strittig.

Es wäre überaus interessant zu erfahren, welches die Ursache der permeationsfördernden Einwirkung des Lichtes ist, d. h. von welcher Art die Veränderungen sind, die das Licht im Protoplasma, und zwar in erster Linie in der Plasmahaut verursacht. Eine genaue Beantwortung der Frage ist heute kaum schon möglich. Zwar sind zur Lösung dieses Problems Hypothesen aufgestellt worden, diese sind aber widersprechend und vermögen auch sonst keine Klarheit in die Sache zu bringen. Einige sind sehr allgemein gehalten, wie z. B. die Äusserung LEPESCHKINS (1930, S. 962), nach welcher das Licht eine Spaltung solcher Substanzen (oder Substanz) des Plasmas herbeiführt, die »in the creation of the selective permeability» teilnehmen oder eine Herabsetzung der Stabilität des Protoplasmas veranlassen (ders. 1932 a, S. 547), die anderen wiederum, wie z. B.

HEILBRUNN & DAUGHERTY (1933) sowie MEINDL (1934), nach denen die Steigerung der Permeabilität als Folge einer herabgesetzten Plasmaviskosität zu betrachten wäre, dürften wohl kaum den Kern der Sache getroffen haben, da wir annehmen müssen, dass die begrenzte Durchlässigkeit der Protoplasten zum weitaus grössten Teil durch die Plasmahäute bedingt ist, in welchem Falle die Viskosität des Plasmas wohl höchstens nur den Rang eines sekundären Faktors erhält. Was übrigens die Viskosität betrifft, nehmen HUBER (1926) und WEBER (1929) entgegen den obigen Autoren an, sie werde durch das Licht vergrössert. L. & M. BRAUNER (1936), die, wie in der Einleitung bereits dargetan, eine Förderung der Wasserpermeation, aber eine Hemmung der Zuckerpermeation durch die Einwirkung des Lichtes beobachtet haben wollen, nehmen an, dass das Licht einen doppelten Einfluss auf die Plasmakolloide hätte. Erstens bewirke das Licht eine Ladungssenkung der elektronegativen Mizellen und demzufolge eine Herabsetzung der Bremswirkung des Plasmas gegenüber Ionen und Dipolen, was sich u. a. in einer erhöhten Wasserpermeabilität äussern soll. Die Ladungssenkung führe aber andererseits zu einer Entquellung und damit zu einer Verengung der Poren, wodurch der Durchtritt grossmolekularer Stoffe (Zucker) verhindert werde. WAHRY (1936, S. 700), die zu recht komplizierten Ergebnissen gelangt ist, schreibt dem Licht einen noch viel komplizierteren Einfluss zu. Nach WAHRY wird ja die Permeation der Stoffe ganz unabhängig von ihrer Molekülgrösse durch das Licht bald gehemmt, bald gefördert. Es können sogar Wasser- und Luftblätter von *Hippuris* sich gegenüber ein und demselben Stoff ganz verschieden verhalten. Auf Grund der Ergebnisse ihrer Versuche mit Wasserblättern des Tannenwedels nimmt sie an, es finde im Licht eine Ansäuerung der Lipide der Plasmahaut statt. Für die Luftblätter kann sie aber keine Regel nennen. Sie bemerkt, dass das Licht Anlass zu reversiblen Photoreaktionen geben kann, die zu Veränderungen in den Arealverhältnissen der lipoiden und der hydrophilen Phasen des Plasmas führen, genügend, um eine Verschiebung der Permeabilitätsreihe der Stoffe zustandezubringen.

Es sind also einige von diesen Hypothesen recht unbestimmt (LEPESCHKIN) oder sonst nicht sehr überzeugend (HEILBRUNN & DAUGHERTY; MEINDL). In den Vermutungen L. & M. BRAUNERS und teilweise auch WAHRYs hätten wir dagegen einige deutliche

Hinweise auf denkbare Mechanismen der Beeinflussung des Plasmas durch das Licht. Wie wir aber gleich sehen werden, stehen ihre Hypothesen doch nicht mit den Ergebnissen im Einklang, die in der vorliegenden Arbeit erzielt worden sind.

Betrachten wir also die Einwirkung des Lichtes auf die Permeation der verschiedenen Stoffe etwas näher, da uns die Unterschiede möglicherweise einige Klarheit über die Veränderungen verschaffen könnten, die das Licht in den Plasmahäuten verursacht hat. Leider ist das diesbezügliche Tatsachenmaterial nicht nur sehr lückenhaft, sondern auch ziemlich unexakt. Und zwar wird die Beweiskraft der an *Chara* gemachten Beobachtungen vor allem dadurch beeinträchtigt, dass die Versuche bei Tageslicht von wechselnder Intensität (nur die Glyzerinversuche bei künstlicher Beleuchtung) ausgeführt sind. Einige Schlussfolgerungen dürften sich dessenungeachtet aus dem Versuchsmaterial ziehen lassen.

Die Zunahme der Permeabilität der *Chara*-Zellen unter dem Einfluss der Tagesbeleuchtung betrug durchschnittlich für Trimethylzitat 12 %, für Lithium 15 %, für Äthylenglykol 32 %, für Harnstoff 48–61 % und für Hexamethylentetramin 83 %. Die Permeabilitätszunahme für Glyzerin in künstlichem Licht betrug 65 %. Aus diesen Zahlen geht erstens hervor, dass von einer permeabilitätshemmenden Wirkung des Lichtes, wie wir sie nach der Entquellungshypothese BRAUNERS im Falle grossmolekularer Stoffe anzunehmen hätten, keine Spur zu sehen ist. Auch die Annahme WAHRYs, das Licht bewirke eine Änderung der Azidität der Plasmahautlipoide, findet in den obigen Zahlen jedenfalls keine deutliche Stütze.

Andererseits stellen wir fest, dass, je lipoidlöslicher die untersuchten Stoffe sind (Daten über die Lipoidlöslichkeit der betreffenden Substanzen finden sich bei COLLANDER & BÄRLUND 1933), desto weniger nach den obigen Zahlen ihre Permeabilität durch das Licht beeinflusst zu werden scheint. Das Licht scheint also zu bewirken, dass die Bedeutung der Lipoidlöslichkeit der Stoffe für ihr Permeationsvermögen herabgesetzt wird. Dies könnte vielleicht davon herrühren, dass durch das Licht der Zusammenhang der Lipoide in der Plasmahaut gelockert würde, wodurch ihre Bedeutung für die Permeation der Stoffe sich verringerte.

Diese Erklärungsweise ist jedoch nicht die einzig mögliche. Es fällt auf, dass die Beeinflussbarkeit der Permeabilität durch Licht im Falle der *Chara*-Versuche um so kleiner ist, je schneller die betreffende Verbindung permeiert. (Nach COLLANDER & BÄRLUND 1933 betragen die Halbsättigungszeiten nämlich beim Trimethylzitat, Äthylenglykol, Harnstoff und Hexamethylentetramin  $5\frac{1}{2}$  und 30 Minuten,  $5^{20}$  bzw.  $8^{20}$  Stunden.) Es liesse sich also zunächst vielleicht denken, dass das Licht nur deshalb einen so geringen Einfluss auf die Permeation der leicht permeierenden Substanzen hat, weil die Dauer der Einwirkung des Lichtes in diesen Versuchen so gering war. Doch scheint es sich wenigstens bei *Elodea* nicht so zu verhalten, denn bei diesem Objekt nahm die Durchlässigkeit für Harnstoff, Glycerin und Malonamid im Licht um 97, 45 bzw. 34 % zu, während die Versuchszeiten (für  $\omega = 0.6$  im Dunkeln) durchschnittlich  $0^{58}$ ,  $3^{53}$  bzw.  $13^{00}$  Stunden betrugen und also in entgegengesetzter Reihenfolge stehen.

Über die Bedeutung der Lipoidlöslichkeit für die Beeinflussbarkeit des Permeationsvermögens durch Licht sagen die mit *Elodea* ausgeführten Versuche nichts aus, weil die verwendeten Stoffe hinsichtlich der Lipoidlöslichkeit in die gleiche Grössenklasse gehören. Betrachten wir vergleichend die Zunahme des Permeationsvermögens einerseits des Harnstoffs (97 %) und andererseits des Glycerins und Malonamids (45 bzw. 34 %), so könnten wir auch in diesem Fall eine Vergrösserung der Poren der Plasmahaut durch Einwirkung des Lichtes vermuten, derzufolge die Permeation des kleinmolekularen Harnstoffs eine kräftigere Förderung erfahren hätte als diejenige des Glycerins und Malonamids mit ihrer beträchtlicheren Molekülgrösse.

Kurzum, der fördernde Einfluss des Lichtes auf die Permeation verschiedener Stoffe scheint, soweit die bisherigen sehr lückenhaften Ergebnisse diesbezügliche Schlüsse zulassen, in hohem Masse von ihrer Lipoidlöslichkeit abhängig zu sein (Versuche mit *Chara*), und zwar wäre dieser Einfluss desto geringer, je lipoidlöslicher die Stoffe sind. Wird aber dieser Faktor ausgeschaltet (Versuche mit *Elodea*), so scheint es, als würde die Permeation kleinmolekularer Stoffe durch das Licht stärker gefördert als diejenige grossmolekularer Verbindungen. Selbstverständlich müssen aber diese empirische Gesetzmässigkeiten noch an Hand eines umfangreicheren Tatsachenmaterials nachgeprüft werden.

Die Versuche, in denen wir gesehen haben, dass eine längere Dunkelbehandlung des Versuchsobjektes vor dem Versuch zu einer



Steigerung der Permeabilität führen kann, sind insofern mit den Versuchen über den Einfluss des Lichtes vereinbar, als hier wiederum *Rhoeo* mit negativen Ergebnissen von *Elodea* und *Chara* abweicht. Dass es sich aber auch in diesem Falle nur um eine Änderung der Permeabilität handelt, zeigen uns die Kurven in Abb. 7 und 10, die sich sämtlich der x-Achse asymptotisch nähern, ohne sie aber jemals zu schneiden, m. a. W. über 100 % von der Konzentration der Aussenlösung werden nicht von den Zellen aufgenommen. — Ebenso schwer, wie sich sagen lässt, welches die Ursache der durch eine kurzdauernde Einwirkung des Lichtes hervorgerufenen Permeabilitätsänderung ist, nicht minder schwer stellt sich die Erklärung der entsprechenden Wirkung einer längeren Dunkelbehandlung des Versuchsobjektes. Es wäre beinahe paradox anzunehmen, eine kurze Belichtung und eine lange dauernde Verdunkelung wirkten hierbei genau gleich. Natürlicher scheint es, hierfür eine andere Erklärung zu suchen. Es könnte ja z. B. möglich sein, dass die durch den langen Aufenthalt im Dunkeln bewirkte Verschlechterung des Ernährungszustandes (vgl. die Veränderung der Rohrzuckerwerte bei *Elodea*, S. 44) einen Einfluss auf die Eigenschaften des Protoplasmas ausübt. Einerlei, welches nun die Ursache ist, wir können uns den Veränderungen zuwenden, die sich hierbei in der Plasmahaut abgespielt haben. Aus den Abbildungen 7 und 10 ersehen wir, dass die Kurven desto steiler abfallen, je länger sich das Versuchsobjekt vor den Versuchen im Dunkeln befunden hat, und aus den Abbildungen 9 und 12 geht hervor, dass diese Steigerung der Permeabilität geradlinig ist. Wirkung und Dauer der Dunkelbehandlung sind also direkt proportional. Fügen wir zu diesen Befunden die Beobachtungen an *Elodea* über die Einwirkung der Dunkelbehandlung auf die gleichzeitige Permeation von Harnstoff, Glyzerin und Malonamid (Tab. 30, S. 76), die zu erkennen geben, dass die Erhöhung der Permeationsgeschwindigkeit beim Glyzerin geringer ist als bei den beiden anderen Stoffen, für welche sich annähernd die gleichen Zunahmen ergeben haben, so scheint es, als bestände eine der durch die Dunkelbehandlung hervorgerufenen Veränderungen der Plasmahautlipotide in einer Erhöhung ihrer Azidität. Auf die Molekülgrösse der permeierenden Stoffe scheint es bei der Erklärung der genannten Ergebnisse nicht anzukommen, weil das Glyzerinmolekül grösser ist als das Molekül des Harnstoffs, aber wahrscheinlich etwas kleiner als das des Malonamids.

Und was die Lipoidlöslichkeit der erwähnten Stoffe unter normalen Bedingungen betrifft, so gehört sie bei sämtlichen in die gleiche Grössenklasse. Unter solchen Umständen dünkt die Aziditätserhöhung der Plasmahautlipide, durch welche die Durchlässigkeit für Harnstoff und Malonamid mehr erleichtert worden ist als für das Glycerin, recht wahrscheinlich. Da aber auch die Permeation des Glycerins eine erhebliche Förderung, durchschnittlich um 60–70 %, erfahren hat, ist mithin die erwähnte Folgeerscheinung nur als eine der vielen zu betrachten, zu denen die Dunkelbehandlung des Objektes Veranlassung gegeben hat. Weil die im Rahmen der vorliegenden Untersuchung ausgeführten Versuche zur Klärung dieser Frage nicht ausreichen, muss sie bis auf weiteres offen gelassen werden.

Ganz besonders eigentümlich muten die Ergebnisse an, die bei den Versuchen mit *Elodea* in  $\text{KNO}_3$  nach vorhergehender längerer Dunkel- bzw. Lichtbehandlung des Versuchsobjektes erhalten wurden (Abb. 13, S. 74). Wir erkennen bei den Lichtobjekten den üblichen Verlauf der Kurven (vgl. z. B. FITTING 1915, Abb. 1 und 2, S. 21–22), d. h. nach Erreichung des maximalen Plasmolysestadiums erfolgt zuerst ein recht steiler Fall und dann etwa nach 6 Stunden ein allmählicher Ausgleich. Hat sich aber die Versuchspflanze zuvor eine längere Zeit im Dunkeln befunden, so tritt das Maximalstadium der Plasmolyse erst nach 6 Stunden ein, d. h. die Kurven steigen bis zum genannten Zeitpunkt fortgesetzt an, um dann allmählich und zwar parallel mit dem entsprechenden Zeitabschnitt der Lichtkurven zu verlaufen. Wird nun wiederum die Versuchspflanze nach längerer Lichtbehandlung für kurze Zeit ins Dunkle oder umgekehrt eine dunkelbehandelte Pflanze ins Licht gestellt, so ergeben sich Kurven, die in ihrem ersten Abschnitt (erste 6 Stunden) Zwischenformen der obigen Kurven darstellen.

Es dürfte sich hier um recht komplizierte Erscheinungen handeln, bei denen Anatonose- und Katatonoseprozesse möglicherweise beteiligt sind (vgl. ILJIN, 1922 a, b und ARENDS, 1926). Die mit  $\text{KNO}_3$  erhaltenen Kurven zeigen von neuem, dass plasmolytische Permeabilitätsversuche an Elektrolyten, wenigstens was die Schlussfolgerungen dabei anbetrifft, höchst gefährlich sind. Es können in ihnen unkontrollierbare Nebenerscheinungen auftreten und in entscheidender Weise die Resultate beeinflussen.

Es fragt sich zum Schluss noch, welche Bedeutung die durch die Licht- bzw. Dunkelbehandlung der Pflanze verursachte Erhöhung der Permeabilität für den Lebensmechanismus der Pflanze hat. Viele Forscher sind geneigt, diesen Permeabilitätsänderungen eine wichtige Rolle zuzuschreiben. So misst z. B. TRÖNDLE (1910) der durch das Licht verursachten Permeabilitätssteigerung eine grosse Bedeutung für die Wanderung der Assimilate von den assimilierenden Zellen in die übrigen Teile der Pflanze bei. Es lässt sich jedoch schwer sagen, ob der eigentlichen, passiven Permeabilität im Nahrungshaushalt der Pflanze eine so grosse Bedeutung zukommt, dass eine mässige Steigerung der Permeabilität tatsächlich von Belang wäre. Jedenfalls ist es gut denkbar, dass der Anteil der passiven Permeabilität neben der adenoiden Tätigkeit der Zellen so gering wäre, dass die durch das Licht verursachten Permeabilitätsänderungen ziemlich bedeutungslos sind.

#### IV. ZUSAMMENFASSUNG.

Die Betrachtung der Literatur zeigt, dass die Frage von der Beeinflussung der Permeabilität des Protoplasmas durch das Licht noch weit von ihrer endgültigen Lösung entfernt ist. Solche Arbeiten, deren Resultate in bezug auf die Methode und die Ausführung der Versuche sicher oder wenigstens wahrscheinlich dünken, bilden im Vergleich zu der übrigen Literatur die absolute Minderheit, und auch ihre Resultate stehen miteinander im Widerspruch: einmal scheint das Licht die Permeabilität zu fördern, ein andermal wieder verhält es sich indifferent. Um das Problem weiter aufzuklären, wurde vorliegende Untersuchung ausgeführt.

Als Versuchsobjekte dienten die Epidermiszellen der Blattunterseite von *Rhoeo discolor* sowie Blattzellen von *Elodea densa* und von *Chara ceratophylla*. Die beiden erstgenannten wurden nach der plasmolytischen Methode untersucht, jedoch so, dass die Permeabilität der Protoplasten auch in unplasmolysiertem Zustande untersucht wurde. Bei *Chara* wurde der Zellsaft einzelner Zellen isoliert und dann analysiert. Die verwendeten Substanzen waren Äthylenglykol, Glyzerin, Trimethylzitat, Harnstoff, Methylharnstoff, Monazetin, Hexamethylentetramin, Malonamid sowie Kaliumnitrat und Lithiumchlorid.

Bei den Versuchen erwies sich die Einwirkung des Lichtes je nach dem Versuchsobjekt sehr verschieden. Das künstliche Licht, das von einer in 41 cm Entfernung von den Versuchsobjekten aufgehängten Osram-Nitra-Glühlampe zu 300 Watt erzeugt wurde, führte bei *Elodea* und *Chara* zu einer beträchtlichen Steigerung der Permeationsgeschwindigkeit, war aber in bezug auf *Rhoeo* völlig wirkungslos. Bei der letztgenannten Pflanze trat eine merkbare Erhöhung der Permeationsgeschwindigkeit erst im direkten Sonnenlicht und auch hier nicht immer ein.

Da sich kleine Temperaturdifferenzen bei derartigen Versuchen kaum vollständig vermeiden lassen, schien es nötig, die Grösse der hierdurch entstehenden Fehler zu ermitteln. Es wurde dabei festgestellt, dass bei *Elodea* ein Temperaturunterschied von  $2^{\circ}\text{C}$  die Permeabilität kaum nachweisbar beeinflusst. Eine Temperaturdifferenz von höchstens etwa  $0.5^{\circ}\text{C}$ , wie sie nur selten bei den Belichtungsversuchen beobachtet wurde, kann also ruhig als praktisch belanglos bezeichnet werden.

Es wurde festgestellt, dass vom Licht lediglich die Permeationsgeschwindigkeit, nicht aber der Gleichgewichtszustand der Stoffaufnahme beeinflusst wird, denn die Konzentration der aufgenommenen Nichtelektrolyte im Zellsaft stieg nie über ihre Konzentration in der Aussenlösung.

Versuche mit Licht von verschiedener Wellenlänge ergaben, dass kurzwelliges Licht (hauptsächlich zwischen  $\lambda$  450—600  $\mu\mu$ ) stärker auf die Permeabilität wirkt als langwelligere Strahlung. Vom letzteren gehörte etwa 60 % zu den infraroten Strahlen.

Das Eindringungsvermögen der verschiedenen Verbindungen wurde durch das Licht in recht verschiedener Weise beeinflusst. Bei *Chara* war z. B. der *P*-Wert des Hexamethylentetramins bei diffusem Tageslicht etwa 80 %, derjenige des Trimethylzitrats aber nur etwa 10 % grösser als im Dunkeln. Zwischen diesen Extremen liegen die entsprechenden Werte der übrigen geprüften Stoffe.

Der Einfluss des Lichtes wurde desto geringer gefunden, je grösser die Lipoidlöslichkeit (*Chara*-Versuche) und — soweit das vorliegende, viel zu knappe Beobachtungsmaterial irgendwelche Schlüsse zulässt — auch geringer, je grösser die Molekülgrösse (*Elodea*-Versuche) war. Vorläufig dürfte die Permeabilitätsänderung mithin hypothetisch darauf zurückgeführt werden können, dass durch Einwirkung des Lichtes eine Lockerung der Plasmalipoide verursacht wird.

Wurde das Versuchsobjekt vor den Versuchen längere Zeit im Dunkeln gehalten, so konnte das zu einer Erhöhung der Permeabilität führen. Die Erscheinung wies insofern Verwandtschaft mit der Einwirkung des Lichtes auf, als *Rhoeo* durch negative Ergebnisse sich von den beiden anderen Versuchsobjekten unterschied und dass die Veränderungen nur die Permeationsgeschwindigkeit, nicht aber den Gleichgewichtszustand betrafen. Die Permeabilitätssteigerung wurde direkt proportional der Dauer der Dunkelbehandlung

des Versuchsobjekts gefunden. Bei *Elodea* scheint eine der durch die Dunkelbehandlung in den Plasmahäuten bewirkten Veränderungen wahrscheinlich in einer Ansäuerung der Plasmahautlipide zu bestehen. Diese Annahme reicht indes nicht allein zur Erklärung der beobachteten Permeabilitätsänderung aus.

Die Plasmolysekurven für Kaliumnitrat erfuhren eine wesentliche Veränderung, wenn die Versuchspflanze vor den Versuchen mehrere Tage im Dunkeln gehalten wurde. Nach einer solchen Behandlung dauerte nämlich die Phase der zunehmenden Plasmolyse etwa 6 Stunden, während sie unter normalen Bedingungen etwa  $1\frac{1}{2}$ –1 Stunden dauert. Möglicherweise ist dieses Resultat zum Teil auf Anatonose- und Katatonoseerscheinungen zurückzuführen.

Vorliegende Arbeit wurde in den Jahren 1934–37 im Botanischen Institut der Universität Helsinki ausgeführt. Dem Leiter des Instituts, Herrn Professor Dr. K. LINKOLA, erlaube ich mir hier meinen besten Dank auszusprechen.

Vor allem richte ich einen herzlichen Dank an meinen Lehrer und Freund, Professor Dr. RUNAR COLLANDER für die Zuweisung des Themas sowie für die freundliche Hilfe, die mir während meiner Arbeit von ihm zuteil geworden ist.



## LITERATURVERZEICHNIS.

- ALBACH, WALTER, 1931, Über die schädigende Wirkung der Plasmolyse und der Deplasmolyse. *Protoplasma*, 12, S. 255–267.
- ARENDS, JOHANNES, 1926, Über den Einfluss chemischer Agenzien auf Stärkegehalt und osmotischen Wert der Spaltöffnungsschliesszellen. *Planta*, 1, S. 84–115.
- BACHMANN, FR., 1929, Über die Verwendung von Farbfiltern für pflanzenphysiologische Forschungen. *Planta*, 8, S. 487–521.
- BANG, IVAR, 1927, Mikromethoden zur Blutuntersuchung. 6. Aufl., München.
- BÄRLUND, HUGO, 1929, Permeabilitätsstudien an Epidermiszellen von *Rhoo discolor*. *Acta bot. fenn.*, 5, S. 1–117.
- BLACKMANN, V. H. und PAINE, S. G., 1918, Studies in the permeability of the pulvinus of *Mimosa pudica*. *Ann. of Bot.*, 32, S. 69–85.
- BRAUNER, LEO, 1922, Lichtkrümmung und Lichtwachstumsreaktion. *Zschr. f. Bot.*, 14, S. 497–547.
- »— 1924, Permeabilität und Phototropismus. *Ibid.*, 16, S. 113–132.
- »— 1935, Über den Einfluss des Lichtes auf die Wasserpermeabilität lebender Pflanzenzellen. *Istanbul Üniversitesi Fen Fakültesi Mecmuası*, 1, S. 50–55.
- »— 1936, Bemerkungen zu COLLANDERS Kritik unserer Arbeit: »Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes auf die Zuckerpermeabilität lebenden Pflanzengewebes«. *Protoplasma*, 27, S. 134–136.
- »— & MARIANNE, 1936, Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes auf die Zuckerpermeabilität lebenden Pflanzengewebes. *Istanbul Üniversitesi Fen Fakültesi Mecmuası*, 1, S. 58–73.
- »— MARIANNE, 1933, Untersuchungen über die Lichtturgorreaktionen des Primärblattgelenkes von *Phaseolus multiflorus*. *Planta*, 18, S. 288–337.
- BROOKS, MATILDA MOLDENHAUER, 1926, Studies on the permeability of living cells. VII. The effects of light of different wave lengths on the penetration of 2-, 6-dibromo phenol indophenol into *Valonia*. *Protoplasma*, 1, S. 305–312.
- BROOKS, S. C., 1917, Methods of studying permeability of protoplasm to salts. *Bot. Gaz.*, 64, S. 230–249.
- COLLANDER, R., 1930, Permeabilitätsstudien an *Chara ceratophylla*. I. *Acta bot. fenn.*, 6, S. 1–20.

- COLLANDER, R., 1934, Plasmolytische Beobachtungen an den Epidermiszellen von *Rhoeo discolor*. Protoplasma, 21, S. 226–234.
- 1936, Besprechung. Protoplasma, 26, S. 157–158.
- & BÄRLUND, HUGO, 1933, Permeabilitätsstudien an *Chara ceratophylla*. II. Acta bot. fenn., 11, S. 1–114.
- COLLINS, W. A., 1931, Gift-Resistenz verschieden alter *Elodea*-Blätter. Protoplasma, 12, S. 549–553.
- DILLEWIJN, C. VAN, 1927, Die Lichtwachstumsreaktionen von *Avena*. Rec. trav. bot. néerl., 24, S. 307–581.
- EFIMOFF, ALEXANDRA & W. W., 1925, Vitale Färbung und photodynamische Erscheinungen. Biochem. Zschr., 155, S. 376–380.
- FITTING, H., 1915, Untersuchungen über die Aufnahme von Salzen in die lebende Zelle. Jahrb. f. wiss. Bot., 56, S. 1–64.
- 1917, Untersuchungen über isotonische Koeffizienten und ihren Nutzen für Permeabilitätsbestimmungen. Ibid., 57, S. 553–612.
- 1919, Untersuchungen über die Aufnahme und über anomale osmotische Koeffizienten von Glycerin und Harnstoff. Ibid., 59, S. 1–170.
- GABRIELSEN, E. K., 1935, Die Kohlensäureassimilation der Laubblätter in verschiedenen Spektralgebieten. Planta, 23, S. 474–478.
- GAHLEN, KAROLINE, 1934, Beiträge zur Physiologie der Blattzellen von *Helodea canadensis*. Protoplasma, 22, S. 337–361.
- GERM, HERMANN, 1931, Über Plasmasystrophe. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 49, S. 311–318.
- 1932, Untersuchungen über die systrophische Inhaltsverlagerung in Pflanzenzellen nach Plasmolyse. I. Protoplasma, 14, S. 566–621.
- GIBBS, GORDON & KIRK, PAUL, 1935, Quantitative drop analysis. IV. The determination of urea and ammonia. Mikrochemie, 16, N.F., 10, S. 25–36.
- HEILBRUNN, L. V. & DAUGHERTY, KATHRYN, 1933, The action of ultraviolet rays on *Amoeba* protoplasm. Protoplasma, 18, S. 596–619.
- HOAGLAND, D. R., & DAVIS, A. R., 1923, Further experiments on the absorption of ions by plants, including observations on the effect of light. Journ. of gen. phys., 6, S. 47–62.
- HIBBARD, P. L. & DAVIS, A. R., 1926, The influence of light, temperature, and other conditions on the ability of *Nitella* cells to concentrate halogens in the cell sap. Ibid., 10, S. 121–146.
- HOFFMANN, CURT, 1927, Über die Durchlässigkeit kernloser Zellen. Planta, 4, S. 584–605.
- HÜFLER, KARL & STIEGLER, ADOLF, 1930, Permeabilitätsverteilung in verschiedenen Geweben der Pflanze. Protoplasma, 9, S. 469–512.
- HOFMEISTER, LOTHAR, 1935, Vergleichende Untersuchungen über spezifische Permeabilitätsreihen. Bibliotheca botanica, 113, S. 1–83.
- IIOMÈS, MARCEL V., 1933, Recherches sur la perméabilité cellulaire des algues marines. Arch. de zool., 75, S. 75–101.
- HUBER, BRUNO, 1926, Ökologische Probleme der Baumkrone. Planta, 2, S. 476–488.
- 1936, Besprechung. Protoplasma, 25, S. 158–159.

- HUBER, BRUNO & SCHMIDT, HELMUT, 1933, Plasmolyse und Permeabilität. Protoplasma, 20, S. 203-208.
- ILJIN, W. S., 1922 a, Wirkung der Kationen von Salzen auf den Zerfall und die Bildung von Stärke in der Pflanze. Biochem. Zschr., 132, S. 494-510.
- 1922 b, Synthese und Hydrolyse von Stärke unter dem Einfluss der Anionen von Salzen in Pflanzen. Ibid., 132, S. 511-525.
- INGOLD, C. T., 1936, The effect of light on the absorption of salts by *Elodea canadensis*. New Phytologist, 35, S. 132-141.
- JACQUES, A. & OSTERHOUT, W. J. V., 1934, The accumulation of electrolytes. VI. The effect of external pH. Journ. of gen. phys., 17, S. 727-750.
- KAHNO, HUGO, 1921, Zur Kenntnis der Neutralsalzwirkungen auf das Pflanzenplasma. II. Biochem. Zschr., 120, S. 125-142.
- KISSELEW, N., 1925, Veränderung der Durchlässigkeit des Protoplasma der Schliesszellen im Zusammenhange mit stomätären Bewegungen. Beih. z. Bot. Centralbl., 41, Abt. I, S. 287-308.
- KUSTER, ERNST, 1929, Pathologie der Pflanzenzelle. I. Protoplasma-Monographien, 3.
- LANDOLT-BORNSTEIN, 1923, Physikalisch-chemische Tabellen. 5. Aufl. Berlin.
- LEPESCHKIN, W. W., 1908 a, Über den Turgordruck der vakuolisierten Zellen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 26 A, S. 198-244.
- 1908 b, Über die osmotischen Eigenschaften und den Turgordruck der Blattgelenkzellen der Leguminosen. Ibid., 26 A, S. 231-237.
- 1908 c, Zur Kenntnis des Mechanismus der Variationsbewegungen. Ibid., 26 A, S. 724-735.
- 1909 a, Zur Kenntnis des Mechanismus der photonastischen Variationsbewegungen und der Einwirkung des Beleuchtungswechsels auf die Plasmamembran. Beih. z. Bot. Centralbl., 24, Abt. I, S. 308-356.
- 1909 b, Über die Permeabilitätsbestimmung der Plasmamembran für gelöste Stoffe. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 27, S. 129-142.
- 1923, Permeabilitätsänderungen des Protoplasmas nach der Methode der isotonischen Koeffizienten. Biochem. Zschr., 142, S. 291-307.
- 1930, Light and the permability of protoplasm. Amer. Journ. of Bot., 17, S. 953-970.
- 1932 a, Influence of visible and ultraviolet rays on the stability of protoplasm. Ibid., 19, S. 547-558.
- 1932 b, The influence of narcotics, mechanical agents, and light upon the permeability of protoplasm. Ibid., 19, S. 568-580.
- 1932 c, Haemolysis and changes in resistance of erythrocytes produced by light. Protoplasma, 14, S. 11-27.
- 1933, The changes of the permeability of erythrocytes produced by light. Ibid., 18, S. 243-259.
- LINSBAUER, K., 1927, Weitere Beobachtungen an Spaltöffnungen. Planta, 3 S. 527-561.
- LUNELUND, HARALD, 1933, Records of solar radiation in Helsingfors. Soc. Scient. Fenn., Comm. phys.-math., VII, n:o 1, S. 1-28.

- MARKLUND, GUNNAR, 1936, Vergleichende Permeabilitätsstudien an pflanzlichen Protoplasten. Acta bot. fenn., 18, S. 1–110.
- MEINDL, TILDE, 1934, Weitere Beiträge zur protoplasmatischen Anatomie des *Helodea*-Blattes. Protoplasma, 21, S. 362–393.
- MONTFORT, CAMILL, 1937, Erzeugt das Zusammenwirken aller Spektralfarben im weissen Licht eine Steigerung ihrer photosynthetischen Einzelwirkung? Ber. Deutsch. Bot. Ges., 55, S. 142–156.
- MODER, ANGELA, 1932, Beiträge zur protoplasmatischen Anatomie des *Helodea*-Blattes. Protoplasma, 16, S. 1–55.
- OPPENHEIMER, H. R., 1932, Über Zuverlässigkeit und Anwendungsgrenzen der üblichsten Methoden zur Bestimmung der osmotischen Konzentration pflanzlicher Zellsäfte. Planta, 16, S. 467–517.
- PACKARD, CHARLES, 1924, The effect of light on the permeability of *Paramecium*. Journ. of gen. phys., 7, S. 363–372.
- PEKAREK, J., 1936, Bemerkungen zur Schliesszellen-Permeabilität offener und geschlossener Spaltöffnungen. Beih. z. Bot. Centralbl., 55 A, S. 303–340.
- RUHLAND, W., 1912, Untersuchungen über den Kohlenhydratstoffwechsel von *Beta vulgaris* (Zuckerrübe). Jahrb. f. wiss. Bot., 50, S. 200–257.
- »— 1915, Untersuchungen über die Hautdrüsen der Plumbaginaceen. Ibid., 55, S. 409–498.
- »— & HOFFMANN, C., 1925, Die Permeabilität von *Beggiatoa mirabilis*. Ein Beitrag zur Ultrafiltertheorie des Plasmas. Planta, 1, S. 1–83.
- SCHMIDT, HELMUT, 1936, Plasmolyse und Permeabilität. Jahrb. f. wiss. Bot., 83, S. 470–512.
- [SEGEL, 1915, Über die Ursache der selektiven Permeabilität des Protoplasmas. Trav. Soc. Natural (Kasan), 47. Zitiert nach LEPESCHKIN (1923).]
- STILES, WALTER, 1922–23, Permeability. New Phytologist, 20–22.
- STRUGGER, SIEGFRIED, 1935, Praktikum der Zell- und Gewebephysiologie der Pflanze. Berlin.
- TCHAHOTINE, SERGE, 1921, Les changements de la perméabilité de l'oeuf d'oursin localisés expérimentalement. Compt. rend. soc. biol., 84, S. 464–466.
- TCHAKHOTINE, SERGE, 1935, Sur le mécanisme de la réaction de la couche superficielle de l'oeuf de la Pholade à la micropuncture ultraviolette. Ibid., 120, S. 714–716.
- »— 1937, Radiations, cell permeability and colloidal changes. Trans. Faraday Soc., 1937.
- TRONDLE, ARTHUR, 1910, Der Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot., 48, S. 171–282.
- »— 1918, Der Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut und die Methode der Permeabilitäts-Koeffizienten. Vierteljahrschr. Naturf. Ges. Zürich, 63, S. 187–213.
- WAHRY, ELFRIEDE, 1936, Permeabilitätsstudien an *Hippuris*. Jahrb. f. wiss. Bot., 83, S. 657–705.

- WALTER, HEINRICH, 1929, Plasmaquellung und Assimilation. *Protoplasma*, 6, S. 113-156.
- WARNER, THEODOR, 1932, Zur Aufnahme von Zucker aus hypotonischen Lösungen durch *Helodea*. *Planta*, 15, S. 739-751.
- WEBER, FRIEDL, 1929, Plasmolysezeit und Lichtwirkung. *Protoplasma*, 7, S. 256-258.
- »— 1932, Plasmolyse-Permeabilität bei Kälte. *Ibid.*, 15, S. 517-521.
- VRIES, HUGO DE, 1888, Ueber den isotonischen Coëffizient des Glycerins. *Bot. Zeit.*, 46, S. 229-235 und 245-253.
- ZYCHA, HERBERT, 1928, Über den Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität von Blattzellen für Salze. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 68, S. 499-548.



## SUOMENKIELINEN SELOSTUS.

### VALON VAIKUTUKSESTA KASVISOLUJEN ALKULIMAN LÄPÄISEVÄISYYTEEN.

Kirjallisuustarkastus osoittaa, että kysymys valon vaikutuksesta alkuliman läpäisevääisyyteen ei vielä lähestulkoonkaan ole ratkaistu. Ne tutkimukset, joissa tulokset metodin ja työn suorituksen puolesta tuntuvat varmoilta tai todennäköisiltä, ovat koko kirjallisuuteen verrattuina pienenä vähemistönä ja niittenkin tulokset ovat ristiriitaisia: joskus valo näyttää edistävän permeationopeutta, joskus se näyttää olevan siihen vaikutukseton. Lisäselvitystä varten suoritettiin tämä työ.

Koeobjekteina käytettiin *Rhoeo discolorin* lehtien alapinnan keskisuonen epidermissoluja sekä *Elodea densan* ja *Chara ceratophyllan* lehtisoluja. Molempia ensiksi mainittuja tutkittiin plasmolyyttisen metodin mukaan, viimeksi mainittua analysoimalla yksityisistä soluista eristettyä solunestettä. Kemikallioina käytettiin etylenglykolia, glyseriiniä, trimetylsitraattia, virtsa-ainetta, metylivirtsa-ainetta, monasetiinia, heksametylentetraminia, malonamidia sekä kaliumnitraattia ja litiumkloridia.

Tällöin osoittautui valon vaikutus eri kasveihin nähden erilaiseksi. Se keinotekoinen valo, 300 watin Osram-Nitralamppu 41 cm:n etäisyydellä koeobjekteista, mikä suurensi huomattavasti *Elodean* ja *Charan* permeabiliteettia, oli *Rhoeoon* nähden aivan tehoton. Viimeksi mainitun läpäisevääisyyttä suurensi havaittavasti vasta suoranainen auringonvalo ja sekin vain alkukesällä.

Koska pieniä lämpötilaeroja kokeissa oli mahdoton välttää, määrättiin tästä koituva virhesuuruus. 2.0° C ero lämpötiloissa aiheutti *Elodealla* virherajojen sisäpuolella olevan kasvun permeationopeudessa, joten ne 0.1—0.3° C erot, mitkä yleensä vallitsivat valo- ja pimeäkokeitten välillä, eivät saatuihin tuloksiin voi vaikuttaa.

Valon huomattiin vaikuttavan ainoastaan permeationopeuteen eikä tasapainotilaan, sillä sisälle tunkeutuneitten aineitten väkevyys solunesteessä ei koskaan ylittänyt ulkoliuoksen väkevyyttä.

Eri valonsäteistä olivat lyhytaaltoiset tehokkaampia kuin käytetyt pitkäaaltoiset, jolloin kuitenkin on otettava huomioon, että viimeksi mainituista noin 60 % kuului infrapunaisiin säteihin.

Eri aineitten läpäisyneopeutta edisti valo eri voimakkaasti. *Charalla* oli heksametylentetraminin *P*-arvo noin 80 %, trimetylsitraatin vain noin 10 %



suurempi valossa kuin pimeässä. Muilla aineilla saadut arvot olivat näitten väliltä.

Valon vaikutuksen huomattiin olevan sitä pienemmän, mitä lipoidiliukoisempia (*Chara*-kokeet) ja — mikäli niukkojen koetulosten nojalla voidaan päätellä — mitä suurempimolekyyliisiä (*Elodea*-kokeet) aineet olivat. Toistaiseksi voidaan olettaa valon aiheuttamien permeabiliteettimuutosten johtuvan siitä, että valo höllentää plasmalipoidien keskinäistä yhteyttä.

Jos koeobjekteja pidettiin kauemman aikaa pimeässä ennen kokeita, havaittiin tämän voivan suurentaa permeabiliteettia. Ilmiö oli siinä suhteessa valon vaikutuksen kanssa samankaltainen, että *Rhoeo* negatiivisine tuloksineen poikkesi molemmista muista koeobjekteista ja että muutokset osoittautuivat läpäisy nopeutta, ei tasapainotilaa koskevinä. Permeabiliteetin kasvun havaittiin olevan suoraan verrannollisen siihen aikaan, minkä koeobjektit ennen kokeita pimeässä olivat. *Elodea*lla näytti eräs pimeässäolosta johtuva muutos plasmakelmuissa olevan se, että plasmalipoidit tulivat happamammiksi. Tämä huomio ei kuitenkaan riitä yksin ilmiötä selittämään.

Kaliumitraatin plasmolyysikäyrät *Elodea*lla muuttuivat oleellisesti, jos kasvia pidettiin pimeässä ennen kokeita. Tällöin nim. jatkui solujen plasmolysoitumista 6 tuntia kokeen alkamisesta, kun se normaalioloissa päättyi  $\frac{1}{2}$ -1 tunnin kuluttua. Havainto, joka osaksi voi mahdollisesti johtua voimakasta anatonosi- ja katatonosi-ilmiöistä, osoittaa elektrolyyttien permeation sen komplisoituneen luonteen takia plasmolyttisesti vaikeasti tutkittavaksi.

Ylläoleva työ suoritettiin Helsingin Yliopiston kasvitieteellisellä laitoksella.

### Berichtigungen und Druckfehler:

S. 58 Zeile 16 v.o. steht: 80—70 ml	lies: 60—70 ml
61 steht in der Überschrift von Tabelle 21: bei Tageslicht	lies: bei künstlichem Licht
62 Zeile 2 v.o. steht: bei Tageslicht	lies: bei Licht
62 » 4 » ist hinter ( $T_D$ ) der Beistrich zu streichen	
86 » 5 v.u. steht: diese empirische	lies: diese empirischen
Gesetzmässigkeiten	Gesetzmässigkeiten
87 » 13 v.o. » Es wär	» Es wäre
95 » 14 v.u. » the permability	» the permeability

